Feinstruktur der Coxalorgane bei der Gattung *Ornithodorus* (Acari: Argasidae)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Freien Universität Berlin

1968

vorgelegt von

Wolfgang Groepler

aus Berlin

1967

1. Referent: Prof. Dr. G. KÜMMEL

2. Referent: Prof. Dr. K. URICH

Tag der mündlichen Prüfung: 13. 7. 1967

Tag der Promotion:

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Veröffentlicht in der „Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie", Bd. 178, Heft 3/4, S. 235—275 (1969)

Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig

Sonderdruck aus „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie"
Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig
Bd. 178, Heft 3/4, 1969

Aus dem 1. Zoologischen Institut und der Abteilung für Elektronenmikroskopie der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der FU Berlin

Feinstruktur der Coxalorgane bei der Gattung *Ornithodorus* (Acari: Argasidae)[1]

Von

Wolfgang Groepler[2]

Mit 20 Abbildungen

(Eingegangen am 30. April 1968)

I. Einleitung

A. Exkretion durch Druckfiltration in Nephridialorganen

Bei den glomerulären Nieren der Wirbeltiere ist der Initialprozeß der Harnbildung eine Druckfiltration (Wearn und Richards 1924, Walker 1930, Smith 1951, 1956). Durch diesen Vorgang werden Bestandteile des Blutplasmas unter Abfiltrierung makromolekularer Substanzen aus den Glomeruluskapillaren in das Lumen der Bowmanschen Kapsel abgepreßt. Dieses als Primärharn bezeichnete Ultrafiltrat unterscheidet sich vom Blutplasma vor allem durch den sehr geringen Gehalt an Eiweißstoffen, während die anderen Stoffe in beiden Flüssigkeiten quantitativ weitgehend übereinstimmen. Die Veränderung des Primärharns zum Endharn geschieht während der Passage der Tubuli und der Sammelrohre.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Wirbeltiernieren haben ergeben, daß der Feinbau des Filtrationsortes (Glomerulus) ein charakteristisches Aussehen hat: Es wird durch die vielen feinen Plasmaausläufer (Pedicellen) der Prodocyten bestimmt, die eine dem Kapillarendothel aufliegende Basalmembran überziehen (Hall zit. nach Smith 1956, Latta et al. 1960, Pease 1955, Yamada 1955). Diese sind durch feine Membranen miteinander verbunden, welche die schmalen Zwischenräume überbrücken, die die Pedizellen voneinander trennen (Latta et al. 1960, Rhodin 1962, Yamada 1955). Da ein derartiger Aufbau bei anderen Organen der Wirbeltiere bisher nicht bekannt ist, scheint der Schluß berechtigt, daß dieser spezifi-

[1] Gekürzte Fassung der Dissertation. Für die Förderung der Arbeit danke ich Herrn Prof. Dr. G. Kümmel und Herrn Prof. Dr. E. Wiesenberger.

[2] Wolfgang Groepler, 1. Zoologisches Institut und Abteilung für Elektronenmikroskopie der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der FU Berlin, 1 Berlin, Königin-Luise-Straße 1—3.

sche Feinbau im Zusammenhang mit dem Vorgang der Druckfiltration steht, d. h. funktionell bedingt ist.

Weniger gut bekannt sind bisher die Verhältnisse bei den Nephridien der Wirbellosen; doch mehren sich die Ergebnisse, die auch hier für eine Druckfiltration als Primärvorgang bei der Stoffausscheidung sprechen (Kümmel 1965, Martin 1957).

Entsprechende Untersuchungen an Mollusken haben ergeben, daß bei Gastropoden (*Lymnaea* (Picken 1937), *Helix* und *Archachatina* (Vorwohl 1962), *Viviparus* (Little 1965)), Lamellibranchieren (*Anodonta* (Picken 1937)) und Cephalopoden (Harrison 1965, Potts 1967) Primärharnbildung durch Druckfiltration erfolgt. Leider fehlen noch Feinstrukturuntersuchungen der als Filtrationsorte in Betracht kommenden Pericardial- und Nierensäcke bei Gastropoden und Lamellibranchiern und der Kiemenherzanhänge bei Cephalopoden.

Von den übrigen Invertebratengruppen liegen eingehende physiologische Untersuchungen nur bei den decapoden Crustaceen vor. Alle bekannt gewordenen Ergebnisse stehen mit der Annahme in Einklang, daß im Sacculus der Antennendrüse eine Primärharnbildung durch Druckfiltration stattfindet (Literatur und Diskussion bei Kümmel 1965, Martin 1957). Feinstrukturuntersuchungen haben gezeigt, daß bei *Orconectes* der Bau des Filtrationsortes ein Bild liefert, das stark an die Verhältnisse bei Wirbeltiernieren erinnert (Kümmel 1964).

Die Protonephridien lassen sich ebenfalls in dieses Bild einordnen. Ihre Terminalorgane werden von einem bestimmten Zelltyp, den Cyrtocyten (Kümmel und Brandenburg 1961) gebildet, der bei aller sonstigen Verschiedenheit von den Epithelzellen des Glomerulus der Wirbeltiere oder des Sacculus der Antennendrüse mit diesen doch einige ganz ähnliche Strukturelemente gemeinsam hat (Kümmel 1965, Brandenburg 1966).

Zu dieser prinzipiellen Strukturübereinstimmung sind neuerdings einige physiologische Hinweise gekommen, die für Druckfiltration bei Cyrtocyten sprechen (Braun et al. 1966).

Nephridialorgane, bei denen ein solcher Prozeß zu vermuten ist, stellen die Metanephridien mit ihren Cölomräumen dar, ferner davon abgeleitete Organe, deren Cölomanteil zu einem kleinen Säckchen rückgebildet ist. Als Filtrationsort wird man dabei vor allem die Cölomepithelien im Auge haben, da sie oft eine reiche Blutversorgung durch Gefäße oder Lakunen zeigen.

Untersuchungen an derartigen Stellen haben bei *Sabella pavonina* Filterstrukturen zu Tage gefördert (Koechlin 1966), bei *Perpatonder novaezealandicus* (Onychophoren) wurden solche jedoch nicht beschrieben (Eakin 1964). Bei Arthropoden kommen für die Primärharnbildung durch Druckfiltration die Labialdrüsen der Myriapoden und Apterygoten, die Coxaldrüsen der Cheliceraten und die Antennendrüsen der Crustaceen in Betracht. Nur über die letzteren liegen bisher eingehende elektronenmikroskopische Untersuchungen vor.

Bei den Coxaldrüsen der Spinnentiere beschränkt sich unsere Kenntnis der Ultrastruktur auf die Ausführgänge dieser Organe und den Sacculus beim Skorpion. Die Feinstruktur des Organs ähnelt den hier besprochenen Filterstrukturen (Rasmont 1958).

Hauptanliegen meiner Arbeit war es, die Coxalorgane auf Strukturen zu überprüfen, die für einen Druckfiltrationsprozeß sprechen. Daneben galt es, den Feinbau der Tubulusepithelien zu klären, da diesen die Umwandlung des Primärharns in den definitiven Harn zukommt. Als Objekt für die Untersuchungen wählte ich Lederzecken (Argasidae) der Gattung *Ornithodorus*. Die Wahl dieser Tiere hatte ihren Grund in der Tatsache, daß bereits einige physiologische Untersuchungen vorliegen (Boné 1943, Lees 1946), sowie in der leichten präparativen Handhabung.

B. Organisation von *Ornithodorus*

Ornithodorus moubata und *O. lahorensis*, die von rundlicher bzw. ovaler Gestalt sind, werden im adulten Zustand etwa 12 mm lang (Weibchen), während die viel kleinere *O. talaje* nur etwa 5 mm erreicht. In ihrer Anatomie sind die Tiere sehr übersichtlich gestaltet. Unter der dorsalen Körperdecke breitet sich der gelappte Mitteldarm aus, der einen blind endenden Sack darstellt. Unter dem Darm liegen im vorderen Körperbereich lateral zwei große Speicheldrüsen, die in den Ösophagus einmünden. Ventral unter diesen sind die Coxaldrüsen gelegen, deren Exkretionsporus sich zwischen den Coxen des ersten und zweiten Beinpaares befindet. Median zwischen den beiden Coxaldrüsen liegt das Zentralganglion. Von der Körperspitze verläuft seitlich je ein Malpighisches Gefäß caudad zum Enddarm, der sich durch den After nach außen öffnet.

C. In der Literatur vorliegende Ergebnisse über die Morphologie der Coxalorgane von *Ornithodorus*

Die älteste Nachricht über Coxalorgane bei *Ornithodorus* stammt von Christophers (1906). Eine weitere Mitteilung findet sich bei Künssberg (1911), die die Coxaldrüse von *O. moubata* als faltigen Sack beschreibt. Aus der beigefügten Abbildung nach einem Schnittpräparat geht deutlich hervor, daß das als Wand des Sackes angesehene Epithel in Wahrheit den Tubuli zugehört, die offensichtlich trotz ihrer Auffälligkeit im Schnittbild nicht als solche erkannt worden sind. Außerdem fehlt jeder Hinweis auf den eigentlichen Sacculus. Eine wesentlich zutreffendere Beschreibung der Coxaldrüse von *O. moubata* gibt Boné (1943). Doch wird hier ausdrücklich mitgeteilt, daß bei der Untersuchung ein Sacculus nicht gesehen werden konnte. Aufgefunden wurden wiederum nur die Tubuli, die hier richtig erkannt sind.

Die genaueste Darstellung stammt von Lees (1946), der durch Verfolgen von Serienschnitten den Bau des Coxalorgans bei *O. moubata* im wesentlichen vollständig aufklären konnte. Für den Tubulusverlauf wird gegenüber Boné ein stark verbessertes Schema gegeben. Die Abweichungen gegenüber meiner Rekonstruktion mögen auf zeichnerischer Vereinfachung und individuellen Unterschieden der Coxaldrüsen beruhen. Merkwürdigerweise findet Lees an einer Stelle eine Kommunikation zwischen dem ausleitenden und einem benachbarten Gefäßschenkel. Diese Angabe kann ich nicht bestätigen, und ich vermute, daß es sich hier um eine Fehlinterpretation des histologischen Bildes handelt. Lees hat wohl als erster Untersucher den Sacculus aufgefunden, dessen Wand er auf Grund allgemeiner Indizien als Filtermembran deutet. Ferner hat er beobachtet, daß an der Wand des Sacculus feine Muskeln ansetzen, deren Bedeutung im Zusammenhang mit einem Filtrationsprozeß gesehen wird (s. Abschnitt V.). Zur Histologie der Tubuluszellen wird gegenüber Bonés Arbeit nichts Neues hinzugefügt, die Angaben über den Sacculus sind sehr ergänzungsbedürftig.

Kurz vor der Ausmündung an der Körperoberfläche zweigt vom Tubulus der Gang zu einer kleinen acinösen Drüse ab, die von Künssberg auf Grund einer angenommenen Funktion als Anticoagulindrüse bezeichnet wird, deren Bedeutung aber nach Lees nicht bekannt ist. Diese Drüse habe ich nicht in meine Untersuchungen einbezogen.

II. Material und Methode

A. Lichtmikroskopische Methoden

Bearbeitet wurden die Arten *Ornithodorus moubata* Murray, *O. talaje* Guerin-Méneville und *O. lahorensis* Neumann, wobei das Schwergewicht der Untersuchungen auf der erstgenannten Art lag.

Die Tiere wurden in Ringer-Lösung nach Locke (Romeis 1948) präpariert. Es wurden entweder einzelne Coxalorgane oder ganze Tiere nach Entfernung der dorsalen Körperdecke, des Darmes und der Speicheldrüsen in Fixierflüssigkeit eingebracht. Als Fixierungsmittel diente in allen Fällen das Gemisch nach Bouin-Dubosq-Brasil (Romeis 1948). Fixiert wurde 12 Stunden bis zu mehreren Tagen, danach in der üblichen Weise in Paraffin überführt und 6 µm dick geschnitten. Gefärbt wurde nur mit Azan nach Heidenhain (Romeis 1948), das sich wegen der sehr differentiellen Anfärbung verschiedener Gewebe als besonders geeignet erwies. Photographiert wurden die Schnitte mit der Mikro-Aufsatzkamera „Orthomat" (Leica), die auf das Mikroskop „Ortholux" montiert war (Firma Leitz). Verwendetes Filmmaterial: KB 17, 18 Din (Adox). Nachvergrößerungen wurden am Focomat der Firma Leitz vorgenommen.

Aus der lückenlosen Schnittserie eines Coxalorgans von O. moubata wurde ein Pappscheibenmodell des Tubulus mit einer 350fachen Endvergrößerung hergestellt.

B. Elektronenmikroskopische Methoden

Die Coxaldrüsen von *Ornithodorus moubata*, *O. talaje* und *O. lahorensis* wurden in Lockelösung von Zimmertemperatur präpariert. Als Fixierungsmittel wurden verwendet:

a) Gepufferte 1%ige OsO_4-Lösung, deren osmotische Konzentration durch Zugabe von NaCl 0,36 Osm/l betrug.

b) Glutaraldehyd und OsO_4 nach Sabatini et al. (1963),

c) OsO_4 und $K_2Cr_2O_7$ nach Wohlfahrt-Bottermann (1957). Fixiert wurde mit a) und c) etwa 1 Stunde mit b) etwa 4 Stunden. Anschließend wurde in der üblichen Weise entwässert.

Als Einbettungsmittel diente in allen Fällen Methacrylat mit einem Zusatz von 1% Benzoylperoxid für die Polymerisation. Die Härtung wurde während 24 Stunden bei 60°C vorgenommen.

Geschnitten wurde mit Glasmessern auf dem Ultrotom II der Firma LKB. Alle Schnitte wurden mit Uranylacetat nachkontrastiert. Die mikroskopischen Untersuchungen wurden am Siemens-Elmiskop II durchgeführt.

III. Ergebnisse der Lichtmikroskopie

A. Ornithodorus moubata

a) Sacculus

Der Sacculus legt sich wie eine Hülle eng um den Tubulusverband herum. Dieser wird aber nicht vollständig umschlossen, sondern ein beträchtlicher peripher gelegener Anteil bleibt stets unbedeckt (Abb. 1, 7). Als auffälligstes

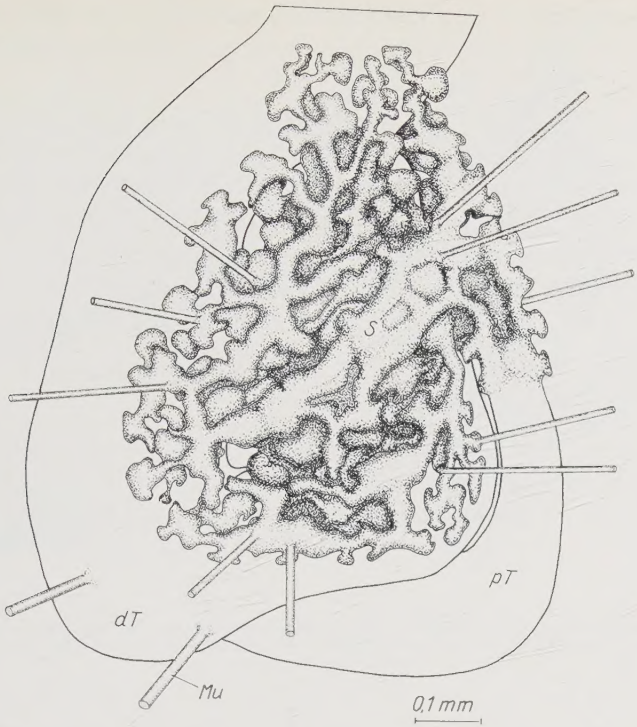

Abb. 1. Schema des Coxalorgans von *O. moubata* (Dorsalansicht, linkes Organ). *dT* = distaler Tubulus, *pT* = proximaler Tubulus, *Mu* = Muskeln, die am Sacculus ansetzen, *S* = Sacculus

Merkmal des Sacculus ist die extreme Zerlappung des Organs zu nennen, die sich in völlig unregelmäßigen, häufig in sich geschlossenen Anschnitten einer Vielzahl von Divertikeln ausdrückt (Abb. 6, 7). Eine Rekonstruktion des Sacculus nach Serienschnitten wurde von mir nicht vorgenommen. (Abb. 1 soll lediglich einen Eindruck von der stark gegliederten Oberfläche des Sacculus vermitteln.) Nach Lees liegt der Architektur dieses Organs ein sich regellos verzweigendes System von ohne bevorzugte Richtung verlaufenden Gängen zugrunde, die ihrerseits mannigfache Erweiterungen und Divertikel aufweisen. Auf Abb. 6 ist die Taschenbildung und Verzweigung eines Ganges zu erkennen. Auf Querschnitten erkennt man, daß das Gangsystem dorsal und ventral getrennt seinen Ausgang von je einem großen Hauptast nimmt, der in den proximalen Tubulus einmündet. Dabei grenzen Tubulus- und Sacculusepithel nicht scharf aneinander, sondern im Bereich der Verbindungsstelle zeigen die Zellen einen fließenden Übergang von den Merkmalen des einen Gewebes zu dem des anderen. Die Einmündungsstelle des Sacculus

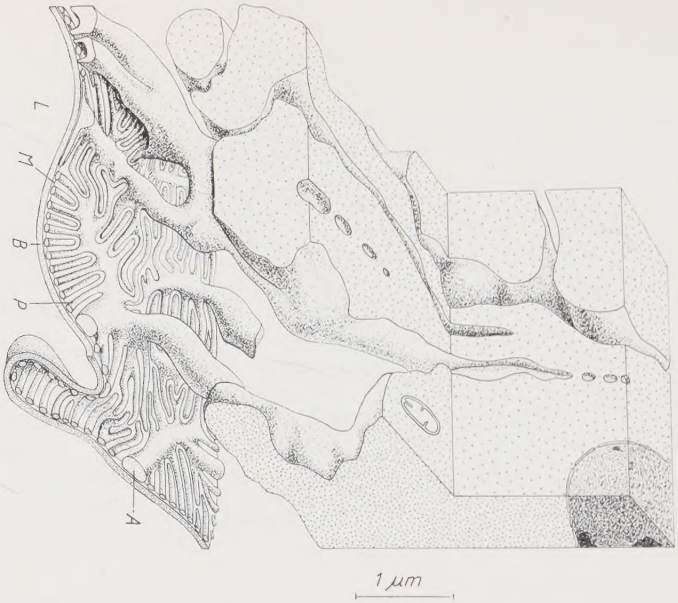

Abb. 2. Blockdiagramm einer Sacculuszelle von *Ornithodorus*, schematisiert. Der Zelleib ist in eine große Anzahl von Plasmasträngen aufgespalten. *A* = Plasmaausläufer, *B* = Basalmembran, *L* = Leibeshöhle, *M* = feine Membran, *P* = Pedicellen

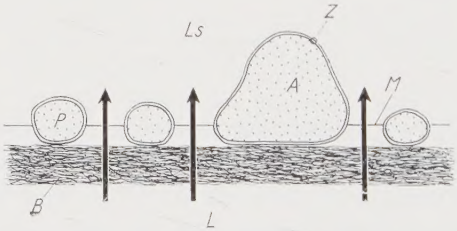

Abb. 3. Schema der Basalregion einer Sacculuszelle von *Ornithodorus*. Die Basalmembran besteht aus einem Netzwerk feiner Fibrillen. Für die feine Membran ist angenommen worden, daß sie die Dicke einer osmiophilen Schicht der Einheitsmembran hat. *A* = Plasmaausläufer, *B* = Basalmembran, *L* = Leibeshöhle, *Ls* = Lumen des Sacculus, *M* = feine Membran, *P* = Pedicellus, Z = Zellmembran (Einheitsmembran), (→) = Filtrationsrichtung

in den proximalen Tubulus befindet sich stets auf der Seite des Coxalorgans, die der Mediane der Zecke zugewandt ist.

Das Sacculusgewebe läßt keinerlei Zellgrenzen erkennen. Im Cytoplasma seiner Zellen findet sich eine Anzahl von Kernen verstreut. Das Plasma selbst besitzt eine sehr auffällige faserige Struktur. Wie mit dem Elektronenmikroskop gezeigt werden konnte, beruht diese Faserigkeit darauf, daß der Zelleib in eine riesige Zahl von größeren bis zu sehr feinen Plasmasträngen aufgespalten ist (s. Abschnitt IV. A.). Die Divertikalanschnitte sind fast immer

ganz mit Plasma ausgefüllt, nur auf weiträumigen Anschnitten, die wahrscheinlich abführenden Gängen zuzuordnen sind, findet man ein Lumen ausgebildet.

Wie Lees bereits zeigte, ist die Wand des Sacculus etwa 1 bis 2 μm dick. Die elektronenmikroskopische Untersuchung ergab, daß die Basalmembran der Sacculuszellen wellenartig gefaltet ist, wobei der durchschnittliche Scheitelabstand der Falten gerade der Dicke der mit dem Lichtmikroskop erfaßten Sacculuswand entspricht.

Auffällig sind zahlreiche an der Wand des Sacculus angeheftete feine Muskeln (Abb. 7). Ihr Durchmesser beträgt etwa 9 bis 26 μm. Sie zeigen meistens eine faserige Längsstruktur, eine ausgesprochene Querstreifung ist nur selten zu erkennen.

b) Tubulus

An den Sacculus schließt sich der Tubulus an, dessen gewundener Verlauf aus den vielen nebeneinander liegenden Anschnitten hervorgeht, die auf Schnitten durch das Coxalorgan zu sehen sind (Abb. 7). Um ein genaues

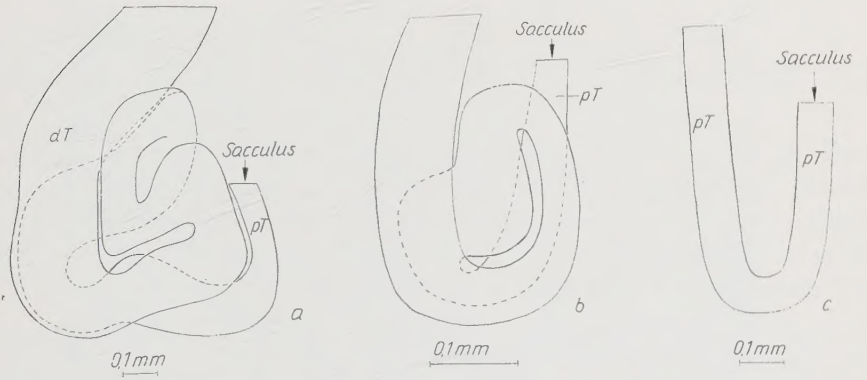

Abb. 4. Tubuli der Coxaldrüsen von *O. moubata* (a), *O. talaje* (b) und *O. lahorensis* (c), schematisiert. Die beiden Schleifenschenkel von *O. lahorensis* entsprechen histologisch dem proximalen Tubulus bei den Coxalorganen der beiden anderen Zecken. Das Endstück wurde auf den Zeichnungen weggelassen! *dT* = distaler Tubulus, *pT* = proximaler Tubulus

Bild von der Anordnung der Tubulusschenkel zu erhalten, wurde eine maßstabsgetreue Rekonstruktion vorgenommen. Nach dem Modell wurde eine leicht schematisierte Zeichnung angefertigt (Abb. 5). Zum Zwecke einer besseren Kenntlichkeit wurde insbesondere auf eine Wiedergabe der Faltung und Abflachung der Gänge verzichtet und stattdessen ein runder Umriß gegeben. Der von mir ermittelte Tubulusverlauf unterscheidet sich nicht wesentlich von der Darstellung, die Lees gegeben hat, so daß wohl der Schluß

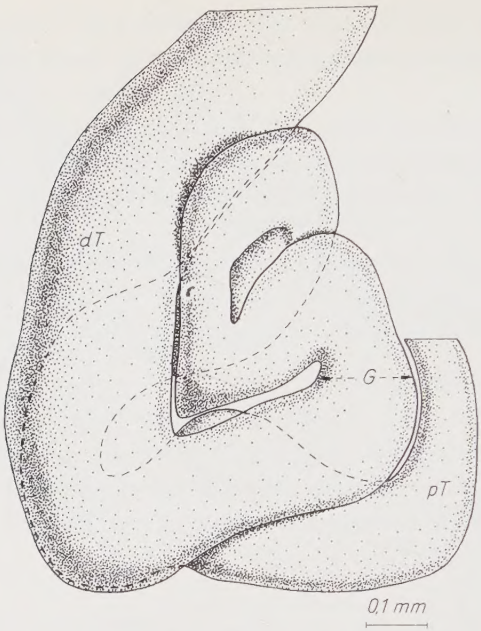

Abb. 5. Tubulus der Coxaldrüse von *O. moubata*, schematisiert (Dorsalansicht, linkes Organ). *dT* = distaler Tubulus, *pT* = proximater Tuberlus, *G* = Grenze zwischen proximalem und distalem Tubulus. Das Endstück wurde in der Zeichnung weggelassen!

berechtigt ist, diese Art der Aufwindung als generell vorhanden anzunehmen. Kleinere Differenzen sind aber ohne Zweifel bei verschiedenen Individuen möglich. Dies ergibt sich leicht bei einer Durchsicht von Schnittserien aus dem stets etwas andersartigen Aspekt, den Form und relative Anordnung der Tubulusanschnitte bieten.

Es ist besonders zu betonen, daß der Tubulus ein vom Sacculus bis zum Exkretionsporus direkt durchgehendes Lumen besitzt und die Lumina benachbarter Schenkel niemals miteinander kommunizieren.

Nach histologischen Merkmalen kann man den Tubulus in drei Abschnitte unterteilen: proximalen Tubulus, distalen Tubulus und Endstück. Die beiden ersten Bezeichnungen sind der für Wirbeltiernephrone gebräuchlichen Terminologie entnommen. Wie es sich zeigen wird, weisen die entsprechend benannten Abschnitte tatsächlich einige Gemeinsamkeiten auf.

1. Proximaler Tubulus

Der proximale Tubulus ist der längste und am stärksten gewundene Abschnitt des ganzen Tubulus. Die Tubuluswand wird von einem einschichtigen

Epithel gebildet, dessen Zellen einen Durchmesser von etwa 6 bis 16 µm haben. Da die Zellen des distalen Tubulus einen wesentlich größeren Durchmesser besitzen, lassen sich proximaler und distaler Tubulus auf Schnittbildern leicht voneinander unterscheiden (Abb. 7, 9).

Auf Tubulusquerschnitten sind stets viele Kerne zu sehen (Abb. 9), zugehörige Zellgrenzen lassen sich aber nicht auffinden. Die Kerne liegen mit ganz wenigen Ausnahmen im apikalen Plasmabereich.

Das Cytoplasma zeigt eine körnelige und längsstreifige, d. h. senkrecht zur Basalmembran orientierte Struktur (Abb. 9), die aber bei guter Fixierung des Gewebes nicht sehr auffällig ist. Nach den elektronenmikroskopischen Befunden muß es sich bei der körnigen Substanz um Mitochondrien handeln. Gewebe, das bei dem Fixierungsvorgang bereits in Lyse übergegangen ist, zeigt eine außerordentlich ausgeprägte Längsstreifung. Dieses faserige Aussehen wird durch mehr oder weniger parallel angeordnete Membranen hervorgerufen, die den basalen Teil der Zellen durchziehen.

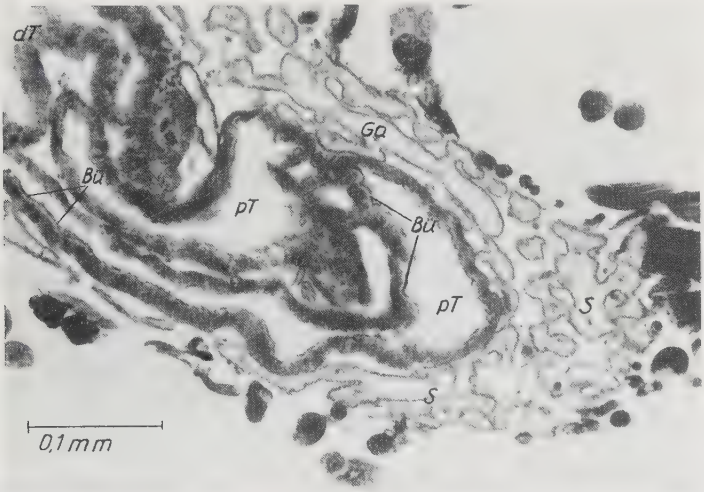

Abb. 6. Schnitt durch ein Coxalorgan von *O. moubata*, auf dem die Zerlappung des Sacculus deutlich zu sehen ist. *Bü* = Bürstensaum, *Ga* = längsgeschnittener Gang des Sacculus, an dem deutlich Verzweigungen zu erkennen sind, *dT* = distaler Tubulus, *pT* = proximaler Tubulus, *S* = Sacculus

Gegen die Leibeshöhle sind die Zellen immer durch eine wohlausgebildete Basalmembran abgegrenzt, auf ihrer Lumenseite haben sie einen Bürstensaum ausgebildet. Dieser wurde von Lees nicht erkannt. Er ist bei guter Fixierung und Färbung der Präparate sehr deutlich zu sehen (Abb. 6).

2. Distaler Tubulus

Dieser Abschnitt unterscheidet sich vom proximalen Tubulus am auffälligsten durch seine wesentlich dickere Wand, die einen Durchmesser von etwa 13 bis 32 µm hat. Ein zweites Unterscheidungsmerkmal ist das Fehlen eines Bürstensaumes. In den übrigen histologischen Merkmalen besteht dagegen weitgehende Übereinstimmung. Das Epithel ist einschichtig. Tubulusquerschnitte zeigen sehr viele Kerne, die meistens im apikalen Plasmabereich liegen, selten im zentralen oder basalen. Das Cytoplasma hat dieselbe Struktur wie bei den Zellen des proximalen Tubulus. Zellgrenzen sind nicht sichtbar, eine Basalmembran ist stets vorhanden.

3. Endstück

An den distalen Tubulus schließt sich ein Segmentstück an, das sich bis zum Exkretionsporus erstreckt und dem ich wegen seiner Lage die Bezeichnung Endstück geben möchte. Das Endstück unterscheidet sich vom distalen Tubulus sofort durch die viel dünnere Wand, deren Durchmesser etwa 10 bis 15 µm beträgt. In bezug auf die Wandstärke gleichen sich proximaler Tubulus und Endstück weitgehend. Daneben zeigt das Endstück ein anderes färberisches Verhalten, und zwar nimmt das Cytoplasma seiner Zellen mit Azan eine rötliche Farbe an, während es sich bei den beiden vorgeschalteten Tubulusabschnitten bläulich-violett anfärbt.

Das Lumen des Endstücks, das in seinem Anfangsteil dieselbe Weite besitzt wie der angrenzende distale Tubulus, verschmälert sich zum Exkretionsporus hin allmählich und wird in seinem Endabschnitt schließlich bis auf einen ganz engen Spalt reduziert. Dieser besitzt eine Weite von nur etwa 5 µm.

Das Endstück ist zum größten Teil mit einer kutikularen Intima ausgekleidet, die zum Ausgang hin an Dicke zunimmt. Nur dem weiten Anfangsteil scheint sie zu fehlen, sie ist hier zumindest nicht nachweisbar.

Die Wand des Endstücks wird von einem einschichtigen Epithel gebildet. Seine Zellen besitzen ein längsstreifiges Cytoplasma und enthalten die Kerne, anders als beim proximalen und distalen Tubulus, im zentralen oder basalen Bereich. Die Kerne liegen sehr eng nebeneinander mit einem mittleren Abstand von etwa einem Kerndurchmesser. Ein Bürstensaum ist nicht vorhanden. Gegen die Leibeshöhle sind die Zellen von einer Basalmembran umgeben.

Eine elektronenmikroskopische Untersuchung des Endstückes habe ich nicht durchgeführt.

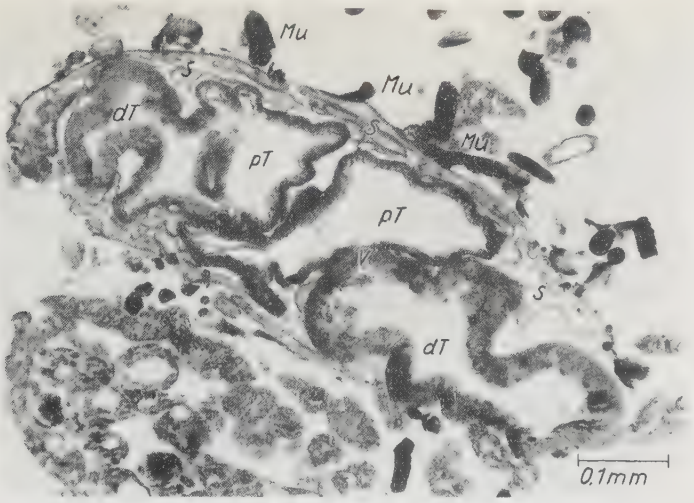

Abb. 7. Schnitt durch ein Coxalorgan von *O. moubata*. Man erkennt mehrere am Sacculus ansetzende Muskeln. *dT* = distaler Tubulus, *pT* = proximaler Tubulus, *Mu* = Muskeln, *S* = Sacculus, *V* = Verwachsungsstelle zwischen proximalem und distalem Tubulus

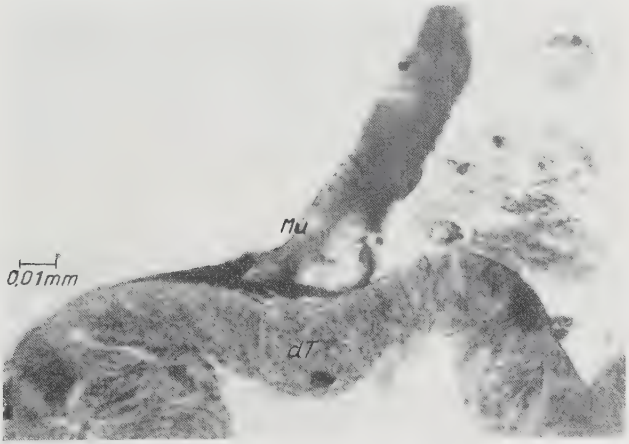

Abb. 8. Schnitt durch ein Coxalorgan von *O. moubata*. Es ist ein am distalen Tubulus ansetzender Muskel zu sehen. *dT* = distaler Tubulus, *Mu* = Muskel

4. Muskeln an den Tubuli

Wie am Sacculus, so findet man auch am Tubulus überall verstreut ansetzende Muskeln, und zwar an allen drei Segmenten. Eine Querstreifung dieser Muskeln ist wiederum nur selten zu erkennen (Abb. 8). Am proximalen und distalen Tubulus sind die Muskeln verständlicherweise nur an den Stellen zu finden, die nicht vom Sacculus bedeckt sind. Auffallend viele Muskeln

setzen an der Oberfläche des Endstücks an, deren Bedeutung für eine Lumenerweiterung des Tubulus zum Zwecke der Flüssigkeitsausleitung offensichtlich ist.

5. Tubulusverwachsungen

Eine sehr auffällige und merkwürdige Erscheinung stellen die zwischen benachbarten Tubulusschenkeln auftretenden Verwachsungen dar (Abb. 7, 9). Hierbei handelt es sich um kleine Bereiche, in denen die Basalmembran fehlt und die Epithelien zu einer äußerlichen Einheit verschmolzen sind (Abb. 9). Derartige Bildungen sind keine Einzelerscheinungen, sondern treten regelmäßig zwischen aneinandergrenzenden Schenkeln auf. Verwachsungen findet man sowohl zwischen Abschnitten des proximalen Tubulus allein, als auch zwischen solchen des proximalen und distalen Tubulus.

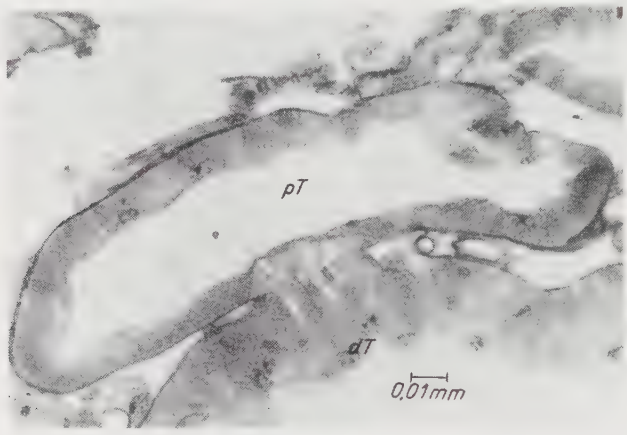

Abb. 9. Schnitt durch ein Coxalorgan von *O. moubata*. Im Schnitt ist eine Verwachsungsstelle zwischen proximalem und distalem Tubulus getroffen. *dT* = distaler Tubulus, *pT* = proximaler Tubulus

B. Ornithodorus talaje

Obwohl das Coxalorgan nur etwa ein drittel so groß ist wie das von *O. moubata*, steht es diesem im Grade der Kompliziertheit nur wenig nach.

a) Sacculus

Der Sacculus hüllt, ähnlich wie bei *O. moubata*, die Tubuli zum größten Teil ein, wobei wiederum ein peripherer Bereich unbedeckt bleibt. Das Organ ist sehr stark gelappt und zeigt dasselbe histologische Bild wie bei der bereits geschilderten Art.

An der Oberfläche des Sacculus greifen einige Muskeln an.

b) Tubulus

Der Tubulus hat einen gewundenen Verlauf (Abb. 4) und besteht aus den drei bekannten Abschnitten: proximaler Tubulus, distaler Tubulus und Endstück. Proximaler und distaler Tubulus lassen sich auf einem Schnittbild sofort an der unterschiedlichen Dicke ihrer Wand erkennen.

Alle drei Segmente zeigen dieselben histologischen Merkmale wie bei *O. moubata*.

Zwischen benachbarten Tubulusschenkeln kommen Verwachsungen vor. An der Tubulusoberfläche inserieren einige Muskeln.

C. Ornithodorus lahorensis

Das Coxalorgan von *O. lahorensis* ist etwa doppelt so groß wie das von *O. talaje*, aber wesentlich einfacher gebaut als bei den zwei bereits geschilderten Arten.

a) Sacculus

Am Sacculus fällt auf, daß er nicht so stark gelappt ist wie bei den beiden anderen Arten und große weitlumige Hohlräume besitzt, deren Wand von einem dünnen Epithel gebildet wird. An den kleinen Divertikeln sind histologisch keine Unterschiede gegenüber den Verhältnissen bei *O. moubata* und *O. talaje* zu finden.

An der Oberfläche des Sacculus sitzen einige Muskeln an.

b) Tubulus

Auf Schnittpräparaten findet man nie mehr als zwei Tubulusanschnitte, die in einem weiten Abstand auseinanderliegen. Verfolgt man die beiden Querschnitte in einer Schnittserie, so findet man, daß die Lumina sich schließlich miteinander vereinigen. Der Tubulus stellt demnach einfach ein *U*-förmig gebogenes Rohr dar, an dem keine Verwachsungen vorkommen, da die Schenkel sich nie berühren. Der mediad gelegene der beiden Schenkel öffnet sich in einen weitlumigen, sehr großen Hohlraum des Sacculus.

Die beiden Schenkel besitzen einen Wanddurchmesser von etwa 6 bis 10 µm, ein Mikrovillisaum ist schwach erkennbar. Histologisch kann man also beide Segmente als proximalen Tubulus bezeichnen. Für das Fehlen eines distalen Tubulus sprechen auch die elektronenmikroskopischen Befunde, denn ich habe kein Tubulusepithel ohne Mikrovilli gefunden. An den proximalen Tubulus schließt sich direkt das Endstück an, das von einer Intima ausgekleidet ist.

An der Tubulusoberfläche greifen einige Muskeln an.

IV. Ergebnisse der Elektronenmikroskopie

A. Feinbau des Sacculus von *Ornithodorus*

Die Ultrastruktur des Sacculus weist bei *O. moubata*, *O. laboreusis* und *O. talaje* keine signifikanten Unterschiede auf, weshalb in der folgenden Darstellung die drei untersuchten Arten gemeinsam behandelt werden.

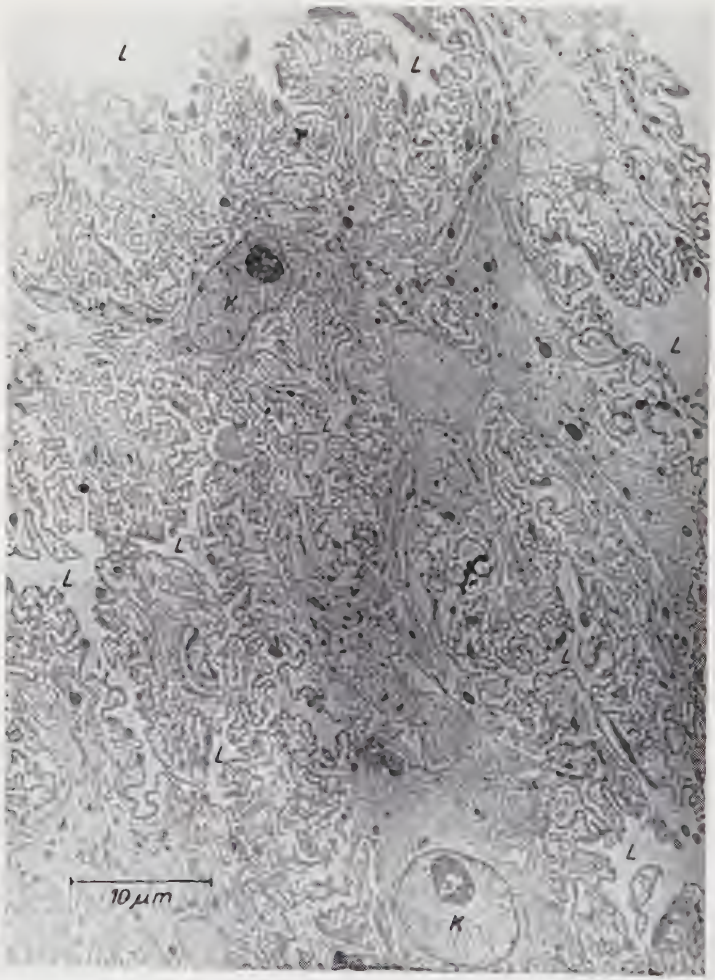

Abb. 10. Sacculus von *O. moubata*, Schnitt durch zwei Sacculuszellen. Infolge der starken Zerklüftung des Cytoplasmas lässt sich die [illegible] nicht bestimmen. K = Kern, L = Lumen, Fix. Glutaraldehyd/OsO_4

Der Sacculus wird gegen die Leibeshöhle durch eine Basalmembran abgegrenzt, die eine Bildung der Sacculuszellen darstellen muß. Ihre Dicke beträgt etwa 250 bis 550 Å. Sehr verbreitet sind lokal begrenzte, wesentlich dickere Anschnitte der Basalmembran (Abb. 11, 12, 15), die zweifellos durch eine tangentiale Lage der Schnittebene zustande kommen. Dies ergibt sich aus den Fällen, in denen bei geeigneter Schnittführung eine solche Stelle mit tangentialen Anschnitten von Pedicellen verbunden ist.

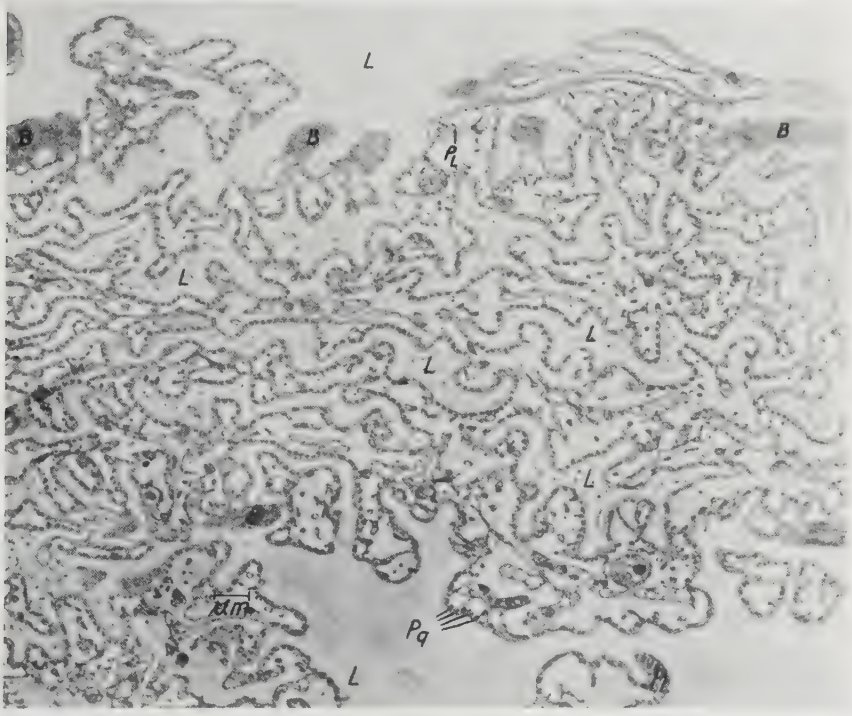

Abb. 11. Sacculus von *O. moubata*, Tangentialschnitt. Die Basalmembran zeigt einen mäanderartigen Verlauf tangential geschnittene Stellen fallen als breite dunkle Flächen auf. *B* = Basalmembran, *L* = Leibeshöhle, P_l = Pedicellen längs geschnitten, *Pq* = Pedicellen quer geschnitten. Fix. OsO_4

Auf einigen Anschnitten sieht man deutlich, daß die Basalmembran aus einem irregulären Netzwerk von feinen Fibrillen aufgebaut ist, deren Dicke etwa 150 Å beträgt (Abb. 12). Ein ähnlicher fibrillärer Aufbau der Basalmembran ist u. a. vom Cölomsäckchen bei *Orconectes* (Kümmel 1964), den Wirbeltierglomeruli (Kurtz und McManus 1960) und den Malpighischen Gefäßen bei *Drosophila* (Wessing 1963)bekannt.

Auffallendes Merkmal auf allen elektronenmikroskopischen Bildern ist

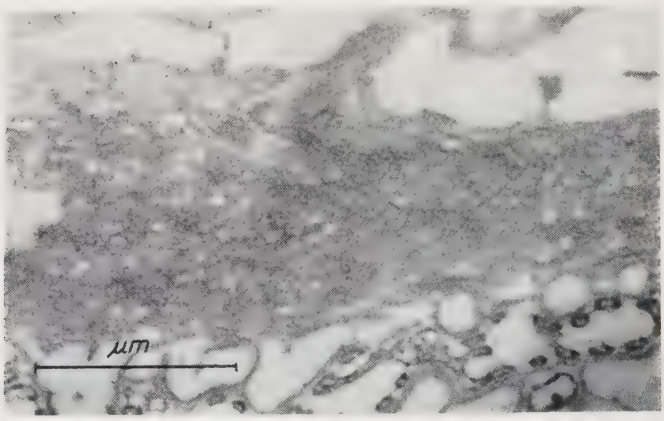

Abb. 12. Tangentialschnitt durch die Basalmembran des Sacculus von *O. moubata*. Die Basalmembran zeigt das Bild eines fibrillären Netzwerkes. Fix OsO_4

die starke Faltung der Basalmembran, die oft einen verwirrenden Grad von Kompliziertheit besitzt. Zum Verständnis dieser Erscheinung gelangt man auf geeigneten Schnitten durch Sacculusdivertikel. Man erkennt auf solchen Anschnitten einen im Prinzip wellenförmigen Faltenwurf der Basalmembran, bei dem die Höhe dieser Falten im Mittel etwa 1 bis 2 µm beträgt. Denkt man sich die Schnittbilder ins Räumliche übertragen, so erhält man eine gerippte Oberfläche des Sacculus. Die Rippen haben bald einen schmäleren, bald breiteren Scheitel, dazu einen stetig wechselnden Abstand untereinander. Außerdem können sie miteinander verschmelzen. Sind die Rippen nicht senkrecht, sondern schräg zu ihrer Längsachse angeschnitten, so ergibt sich im Bild eine wesentlich größere Faltenhöhe; sind sie schließlich tangential getroffen, so zeigt die Basalmembran einen mäanderartig verschlungenen Verlauf, mit vielfach in sich geschlossenen Anschnitten (Abb. 11, 13).

Verfolgt man auf einem solchen Tangentialschnitt die Basalmembranen, so erhält man ein ungefähres Bild vom Aussehen und Verlauf der Rippen. Man sieht, daß die Oberflächenstruktur des Sacculus durch einen Wechsel von Erhebungen und Einsenkungen reich gegliedert ist, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sie von allen untersuchten Nephridialorganen bei *Ornithodorus* am verwickeltsten gestaltet ist. Die durch die bereits geschilderte Lappung bedingte Oberflächenvergrößerung des Sacculus erfährt durch diese intensive Faltung der Basalmembran noch eine vielfache Steigerung.

Die Sacculuszellen erfüllen den größten Teil der Divertikel mit ihrem Plasma (Abb. 10), ein zentrales Lumen fehlt. Der Zelleib ist nicht kompakt, sondern fast vollständig in eine sehr große Zahl von Plasmasträngen aufge-

spalten. Dieser strangartige Bau gibt sich, wie bereits erwähnt, auf lichtmikroskopischen Schnittpräparaten durch eine faserige Struktur des Plasmas zu erkennen. Unter dem Elektronenmikroskop wird besonders bei schwacher Vergrößerung die Zerklüftung des Zelleibes deutlich (Abb. 10). Auf manchen Bildern sieht man, daß die Stränge von dem Bereich des Plasmas ausstrahlen, in dem der Kern gelegen ist. Häufig durchziehen sie zunächst in mehr oder weniger paralleler Anordnung eine längere Strecke des Sacculus, doch ist auf sehr vielen Bildern von einer derartigen Anordnung nichts zu sehen. Der Durchmesser dieser Primärstränge, wie ich die dicksten Stränge bezeichnen möchte, ist sehr variabel, so daß sich verbindliche Größenangaben nicht machen lassen. Die Primärstränge treten nie direkt in Kontakt mit der Basalmembran, was besonders klar auf Übersichtsbildern zum Ausdruck kommt (Abb. 10). Sie spalten sich vielmehr in feinere Plasmastränge auf, deren feinste Ausläufer erst diese Verbindung herstellen (Abb. 2, 15). Alle diese Plasmastränge besitzen einen ständig wechselnden Umriß und einen gewundenen Verlauf, wodurch die außerordentlich mannigfaltige und unregelmäßige Form der Anschnitte zustande kommt. Diese totale Zerteilung des Cytoplasmas und der gewundene Verlauf seiner Portionen ist als Folge der Oberflächenbeschaffenheit des Sacculus zu verstehen, denn wegen der Notwendigkeit von extrazellulären Lückensystemen zur Ableitung des Ultrafiltrats (s. u.), kann die Zelle nur mit dem geschilderten Bauprinzip alle Winkel des Sacculus erreichen.

Von den Ausläufern, die auf der Oberfläche der Basalmembran entlangziehen, zweigt eine große Zahl sehr feiner Plasmafortsätze ab, die ich mit Pedicellen bezeichnen möchte, einem Fachausdruck, der für entsprechende Gebilde bei Podocyten der Wirbeltierglomeruli üblich ist. Im Gegensatz zu allen anderen Plasmasträngen besitzen diese Pedicellen eine recht konstante Gestalt. Sie sind langgestreckt, parallelseitig, im Querschnitt von rundem bis ovalem Umriß und einem Durchmesser von etwa 0,06 bis 0,12 μm. Quergetroffene Pedicellen sieht man auf allen Sacculusabbildungen in großer Menge der Lumenseite der Basalmembran aufliegen, so daß ein perlenkettenartiges Bild entsteht (Abb. 13). Über die Länge der Pedicellen eine Aussage zu machen, ist schwierig, da man sie mit Sicherheit nie ihrer ganzen Länge nach tangential angeschnitten findet. Dies ist natürlich eine Folge der vielen Krümmungen der Basalmembran, auf der sie entlangziehen. Die größte Länge, die sich ermitteln ließ, betrug etwa 1.7 μm. Ob die Länge der Pedicellen wesentlich differiert, vermag ich nicht zu sagen, sie übertrifft aber bei weitem den Durchmesser, so daß man die Gestalt als fadenförmig charakterisieren kann.

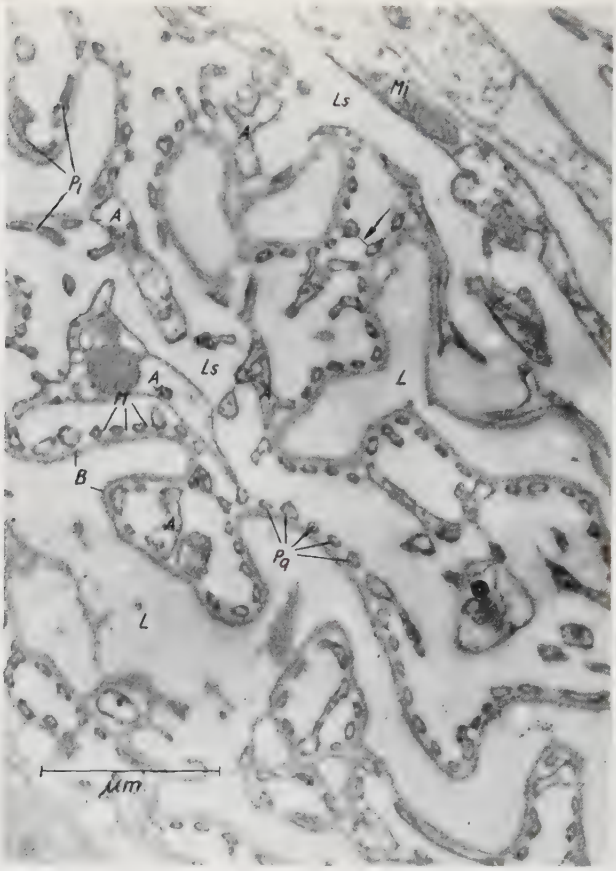

Abb. 13. Tangentialschnitt durch den Sacculus von *O. moubata*. *A* = Pla maausläufer, *B* = Basalmembran, *L* = Leibeshöhle, *Ls* = Sacculuslumen, *M* = feine Membran, (→) = feine Membran zwischen den Pedicellen zweier benachbarter Basalmembranen (durch Retuschierung hervorgehoben), *Mi* = Mitochondrien, *Pl* = längs geschnittene Pedicellen, *Pq* = quer geschnittene Pedicellen. Fix. OsO_4.

Die Pedicellen, die sich auch verzweigen können (Abb. 14), überziehen die Basalmembran wie ein Gespinst, wobei es zu inniger Verzahnung kommt (Abb. 2, 14). Sie verlaufen mehr oder weniger parallel zueinander in einem Abstand von etwa 250 bis 600 Å, so daß ein System von schmalen Schlitzen entsteht. Diese werden durch eine feine Membran von etwa 80 bis 90 Å Dicke überbrückt, die zwischen allen benachbarten Pedicellen ausgespannt ist. In seltenen Fällen findet man, daß die Membran auch die Pedicellen von zwei benachbarten Basalmembranen verbindet, wenn diese einander sehr stark genähert sind (Abb. 13). Es sprechen Argumente dafür, daß die Dicke der feinen Membran in Wirklichkeit geringer ist als der gemessene Wert (s. u.).

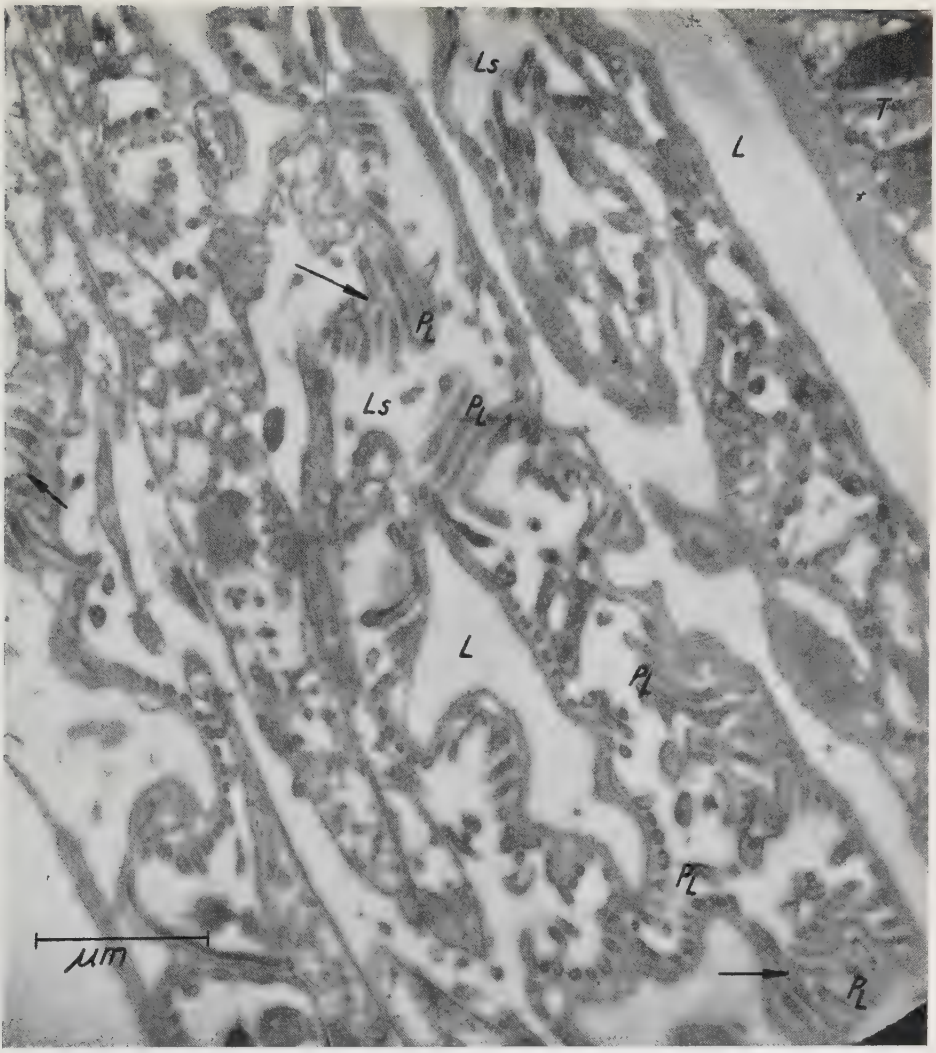

Abb 14. Schnitt durch den Sacculus von *O. moubata*. An mehreren Stellen kann man die intensive Verzahnung der Pedicellen erkennen. *L* = Leibeshöhle, *Ls* = Sacculuslumen, *Pl* = längs geschnittene Pedicellen, (→) = Verzweigung von Pedicellen, *T* = Tubulus. Fix. OsO_4

Zwischen den Ausläufern ist ein außerordentlich regelloses und verschlungenes System von kommunizierenden extrazellulären Lückenräumen ausgebildet, das gegen die Leibeshöhle durch Pedicellen, die feinen Membranen und die Basalmembran abgeschlossen ist. Wie oben bereits vermerkt, besitzen die Sacculusdivertikel kein zentrales Lumen, in das dieses Lückensystem

schließlich einmündet. Der Abfluß des Ultrafiltrats wird ermöglicht durch die offene Verbindung, in der die Lückensysteme aller benachbarten Zellen miteinander stehen. Ein zentraler Hohlraum des Sacculus wird also durch ein Tunnelsystem ersetzt, das labyrinthartig zwischen den Zellfortsätzen hinzieht.

Infolge der Zerklüftung des Zelleibes findet man zwischen zwei benachbarten Kernen immer viele getrennte Plasmaportionen (Abb. 10). Es läßt sich daher nicht sagen, welche von diesen der einen und welche der anderen Zelle zugehören. Es besteht natürlich auch die Möglichkeit, daß der Sacculus nicht aus getrennten Zellen besteht, sondern von einem nichtzelligen Gewebe gebildet wird. Ein Beweis für Nichtzelligkeit läßt sich nur erbringen, indem man zwei Kerne in demselben Plasmastrang nachweist. Da ich keine Schnittserien angefertigt habe, kann ich die aufgeworfene Frage nicht entscheiden.

An Zellorganellen sind außer einem nukleolushaltigen Kern mit Sicherheit nur Mitochondrien nachzuweisen. Sie sind klein und finden sich in geringer Anzahl überall im Plasma verstreut (Abb. 10, 13). Nur in seltenen Fällen läßt sich eine aus Cristae bestehende Binnenstruktur erkennen (Abb. 13), i. a. sind sie homogen dunkel gefärbt. Schlechte Fixierung kann von Löchern angefangen bis zu völligem Schwund der Binnenstruktur führen, so daß nur die äußere Membranumhüllung übrigbleibt, die einer Vesikel täuschend gleichen kann. Ob es sich bei den homogen dunkel gefärbten Körpern in allen Fällen um Mitochondrien handelt, kann ich nicht sagen. Es ist auch durchaus möglich, daß ein Teil von ihnen „cytoplasmatic bodies" darstellt (Maunsbach 1966b).

Im Plasma verstreut finden sich häufig membranumschlossene Hohlräume (Abb. 15), die den Eindruck von Vesikeln erwecken. Zwar ist nicht auszuschließen, daß es sich bei diesen Gebilden tatsächlich um echte Bläschen handelt, doch lassen sich solche Membranringe auch anders deuten. Bei einem Teil von ihnen wird es sich um Artefakte handeln (s. o.), bei einem anderen zweifellos um Anschnitte von Membraneinstülpungen.

B. Feinbau des Tubulus von *Ornithodorus*

a) Tubulus von *Ornithodorus moubata* und *O. talaje*

Die Tubuli von *O. moubata* und *O. talaje* sind so gleichartig gebaut, daß für beide Arten gemeinsam eine Besprechung gegeben werden kann.

Wie bereits beschrieben, ist die Wand des proximalen Tubulus nur etwa halb so dick wie die des distalen Tubulus. Als zweites Unterscheidungsmerkmal fällt der Bürstensaum auf, den ich stets am dünnen Epithel, jedoch nie-

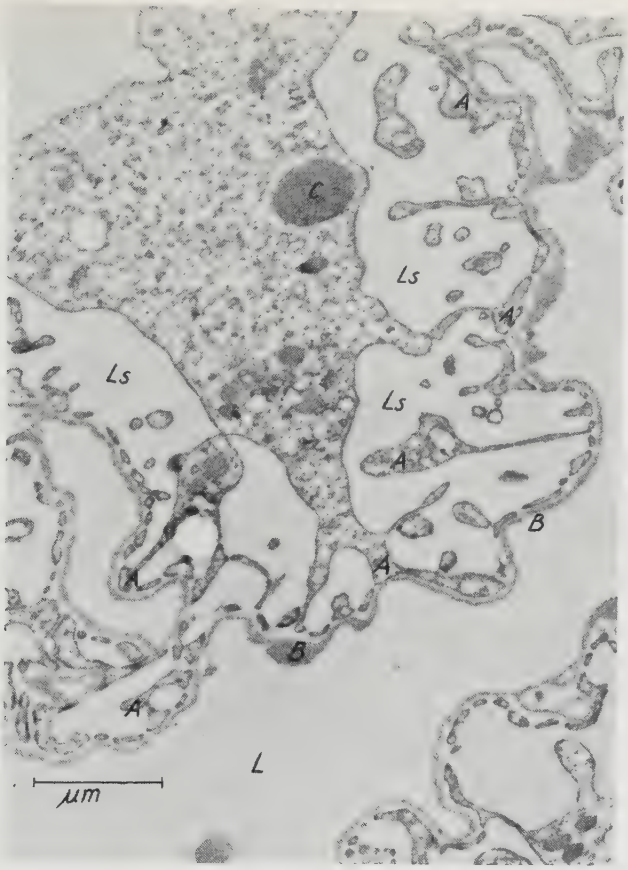

Abb. 15. Schnitt durch den Sacculus von *O. lahorensis*. Man erkennt einen großen Plasmaausläufer, dessen feine Verzweigungen zur Basalmembran ziehen. An diesen feinen Ausläufern müssen die Pedicellen entspringen, deren Anschnitte überall zu sehen sind. *A* = Plasmaausläufer, *B* = Basalmembran, *C* = 'cytoplasmatic body'?, *L* = Leibeshöhle, *Ls* = Sacculuslumen. Fix. Glutaraldehyd/OsO_4

mals an dem dicken gefunden habe. Diese absolute Korrelation, die mit den lichtmikroskopischen Befunden (s. o.) in bester Übereinstimmung steht, rechtfertigt die von mir vorgenommene Unterteilung des Tubulus in proximalen und distalen Abschnitt.

1. Proximaler Tubulus

Die Tubuluswand wird gegen die Leibeshöhle von einer Basalmembran umgeben, deren Dicke etwa 0,2 bis 0,7 µm beträgt. (Bei dieser Angabe ist zu berücksichtigen, daß durch leicht tangential geführte Anschnitte eine größere Dicke vorgetäuscht werden kann, als tatsächlich vorhanden ist. Es gibt lei-

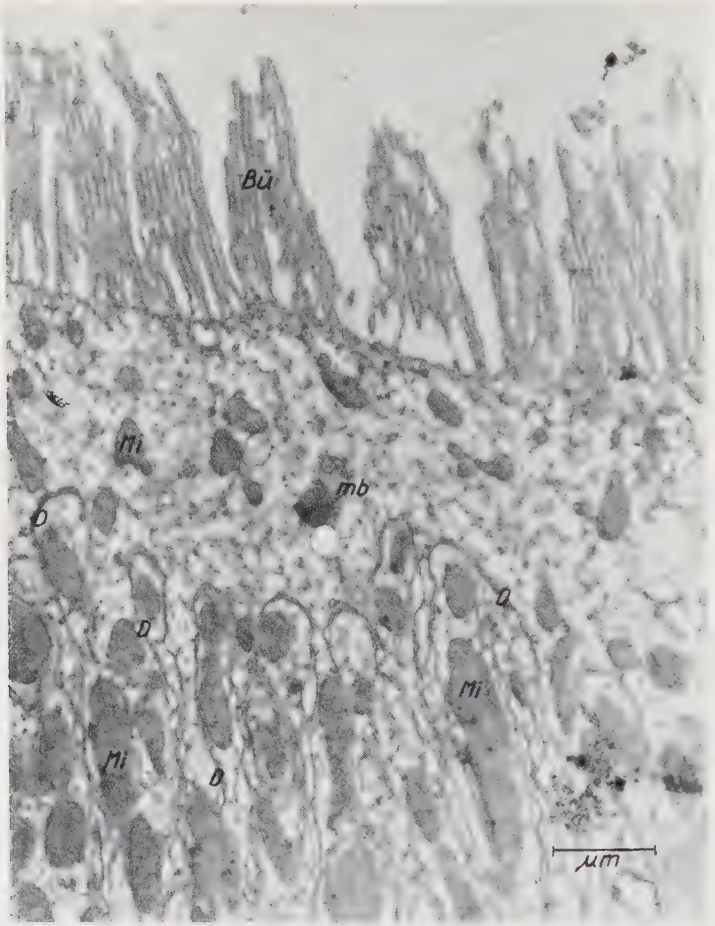

Abb. 16. Proximaler Tubulus von *O. moubata*, Schnitt durch die apikale Region. Man erkennt deutlich, daß die Doppelmembranen an der Grenze zum apikalen Plasmasaum umbiegen. *Bü* = Bürstensaum, *D* = Doppelmembranen, *mb* = multivesicular body, *Mi* = Mitochondrien. Fix OsO_4

der keine Möglichkeit zu erkennen, ob der Schnitt genau senkrecht durch die Basalmembran geführt wurde oder nicht.) Auf ihrer Außenseite ist sie immer glatt, auf der Innenseite bildet sie dagegen stellenweise Apophysen aus, die unterschiedlich tief in die Zelle eindringen (Abb. 18).

In der Zelle kann man einen basalen und einen apikalen Plasmabereich unterscheiden. Die basale Zone ist durch eine große Anzahl von Einfaltungen der basalen Zellmembran gekennzeichnet, wobei die Bezeichnung „Einfaltung" hier rein deskriptiv gemeint ist und keinerlei Bezug auf die Entstehungsweise dieser Strukturen nimmt. Man kann bis zu sechs solcher Ein-

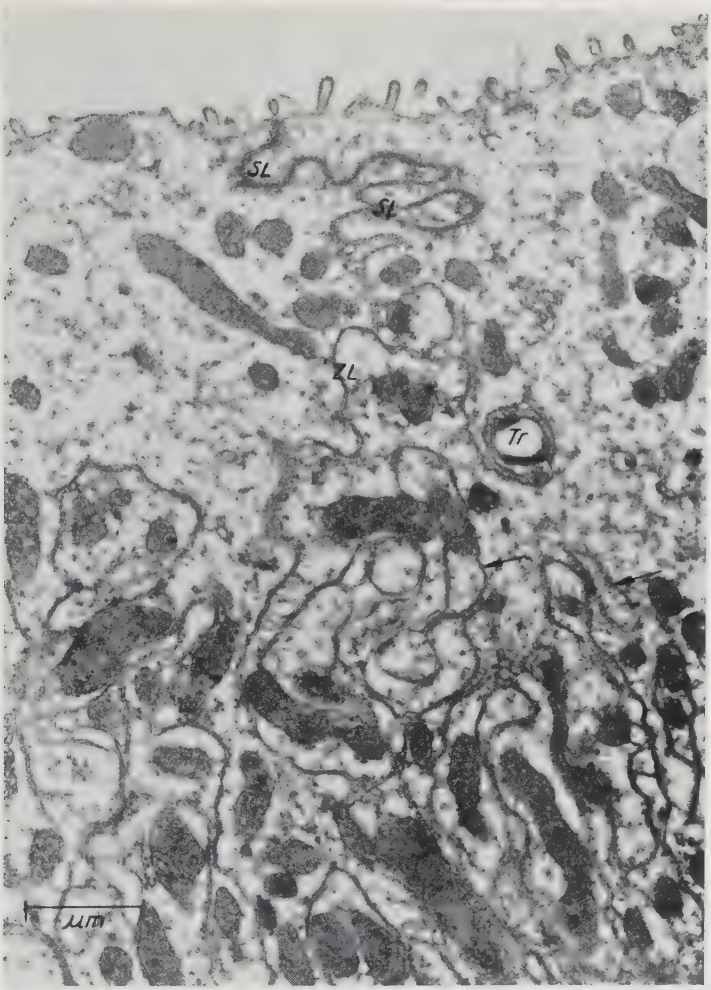

Abb. 17. Distaler Tubulus von *O. moubata*, apikale Region. An der Oberfläche des Tubulus sind verstreut einige kleine Mikrovilli vorhanden. *Sl* = Schlußleiste, *Tr* = Trachee, *Zl* = laterale Zellgrenze zwischen zwei aneinandergrenzenden Tubuluszellen, (→) = ringförmig geschlossene Doppelmembran. Fix. OsO_4

stülpungen auf 1 µm zählen (Abb. 18). Der Spaltraum zwischen den beiden eingefalteten Membranen hat dieselbe Weite, die bei einem normalen Zellkontakt vorhanden ist, so daß Doppelmembranen resultieren. Sehr häufig kann man starke Erweiterungen dieser Spalten beobachten, die ich für präparationsbedingte Artefakte halte. Die Doppelmembranen ziehen von basal nach apikal und dringen sehr tief in das Zellinnere ein. Nur ein schmaler apikaler Plasmabereich von etwa einem Viertel bis zu einem Siebentel der

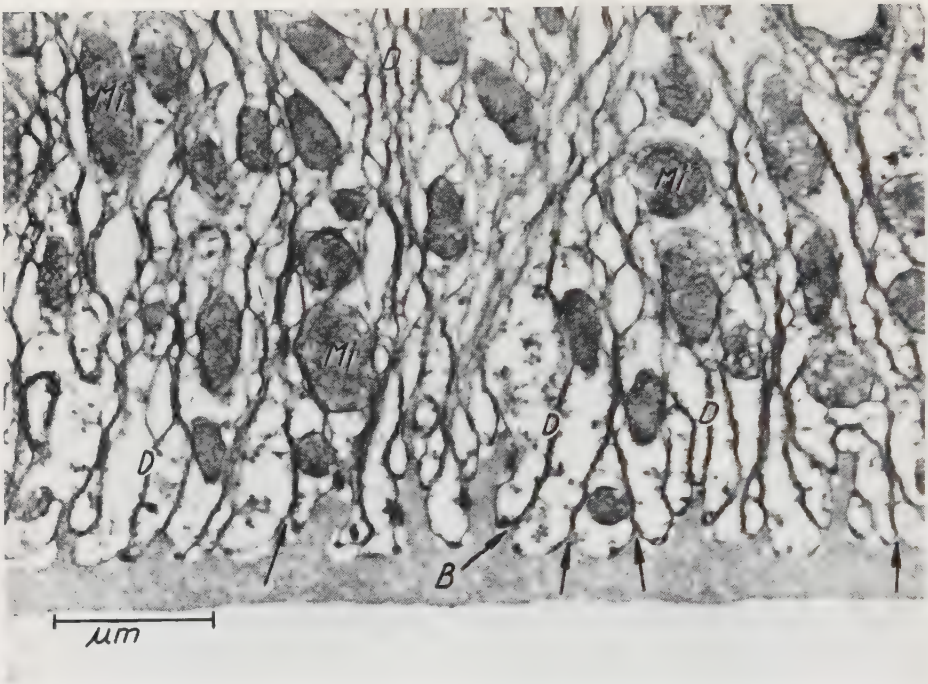

Abb. 18. Proximaler Tubulus von *O. moubata*, basale Region. Die Basalmembran entsendet Apophysen in das Zellinnere. *B* = Basalmembran, *D* = Doppelmembran, *Mi* = Mitochondrien, (→) = Stellen, an denen die Zellmembran „eingefaltet" ist. Fix. OsO_4

gesamten Zelldicke (ohne Mikrovilli gemessen) bleibt frei von Membranen (Abb. 16). In diesen Plasmasaum findet man stets die Kerne eingebettet, die daher immer dicht unter der lumenseitigen Oberfläche der Tubuluszelle liegen. Da die Einfaltungen einander eng benachbart sind, ergibt sich ein dichtes System von Doppelmembranen, das den basalen Zellraum durchzieht. Auffällig ist der stark gekrümmte Verlauf der Doppelmembranen (Abb. 19). Sie enden nicht blind geschlossen oder jedenfalls in der großen Mehrzahl nicht, sondern biegen an der Grenze zum apikalen Plasma um und verlaufen zurück zur Zellbasis (Abb. 16). Nicht alle Doppelmembranen ziehen bis an die Grenze zum apikalen Plasmaraum. Ein Teil von ihnen biegt bereits in wesentlich tieferen Bereichen um (Abb. 18), ein weiterer Teil verschmilzt mit anderen Membranen. Vielfach kann man auch kleine ringförmige Anschnitte von Doppelmembranen beobachten. Durch dieses System der Einstülpungen wird das Plasma in schmale lamellenartige Portionen aufgeteilt, die im Schnitt entweder mit dem apikalen Plasma in Verbindung stehen oder von

Membranen vollständig umschlossen sind. Auf das Problem einer Deutung der Einfaltungen gehe ich später ein.

In die Plasmalamellen eingelagert finden sich sehr viele Mitochondrien (Abb. 16, 18), die fast immer ziemlich homogen dunkel erscheinen und daher nur wenig Aufschluß über die Binnenstruktur geben. Auf einigen Bildern läßt sich jedoch deutlich feststellen, daß der Binnenraum von dicht gepackten Cristae erfüllt ist. Man findet Mitochondrien von über 8 μm Länge, bei einem Durchmesser von nur 0,05 μm. Neben länglichen Anschnitten sind auch viele mehr oder weniger runde vorhanden. Diese können entweder durch wirklich runde Mitochondrien zustande kommen oder durch längliche, die senkrecht zur Schnittebene orientiert sind. Eine Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten wäre nur durch Schnittserien zu erbringen. Die Schmalheit der Plasmalamellen hat eine einigermaßen reihige Anordnung der Mitochondrien zur Folge, die sicher zu der im Lichtmikroskop sichtbaren Erscheinung der Plasmastreifung beiträgt. Auch im apikalen Plasmaraum sind Mitochondrien vorhanden, jedoch in weit weniger dichter Lage und von geringerer Größe als im basalen Zellbereich. Die Mitochondrien als Ort oxydativer Stoffwechselprozesse benötigen zu ihrer Funktion eine reichliche Versorgung mit Sauerstoff. Diese wird von zahlreichen Tracheen gewährleistet, die das Tubulusepithel durchziehen.

Im apikalen Plasma konnte ich in wenigen Fällen „multivesicular bodies" (Sotelo und Porter 1959) feststellen (Abb. 16). Über die genaue Funktion dieser Gebilde ist zur Zeit noch nichts bekannt.

Einige Doppelmembranen biegen nicht an der Grenze zum apikalen Plasma um, sondern durchziehen dieses und gehen schließlich in die lumenseitige Zellmembran über.

Ohne Zweifel handelt es sich bei diesen durchlaufenden Membranen um laterale Zellgrenzen. Häufig verlaufen zwischen zwei Kernen mehrere Zellgrenzen, ein Befund, der sich durch gelappten Zellumriß ergibt. Auf ganz entsprechende Verhältnisse trifft man bei den Tubuli der Wirbeltiernephrone (Rhodin 1958, Thoenes 1965) und der Salzdrüse der Vögel (Komnick 1963).

Eine auffällige Erscheinung stellen die starken Krümmungen der Zellgrenzen im apikalen Bereich dar, die Ausdruck intensiver Zellverzahnung sind. Dieser Abschnitt des Zellkontaktes unterscheidet sich von anderen Doppelmembranen deutlich durch sein wesentlich dunkleres Aussehen (Abb. 17). Es handelt sich hier um Schlußleisten, die bei Epithelgeweben im apikalen Bereich des Zellkontaktes allenthalben auftreten (Farquhar und Palade 1963). Über die genaue Struktur der Schlußleisten geben die Bilder keine befriedigende Auskunft, da die Auflösung nicht ausreicht. Es ist nur zu erken-

nen, daß ein kontrastreiches Material im Interzellularspalt vorhanden ist und anscheinend auch an die Zellmembran innen eine dichte Substanz angelagert ist (Abb. 17). Die beiden aneinandergrenzenden Membranen können stellenweise als getrennte Linien verfolgt werden (Abb. 17). Einen ganz ähnlichen Aufbau besitzt die Zonula adhaerens des Schlußleistenkomplexes bei Zellen des proximalen Tubulus der Rattenniere (FARQUHAR und PALADE 1963). Möglicherweise liegt dem Zellenkontakt hier — wenigstens auf einem Teil seiner Strecke — die gleiche Struktur zugrunde.

Durch die Schlußleisten werden die Zellen offenbar miteinander verkittet. Dafür spricht, daß die häufig auftretenden Erweiterungen der Interzellularfugen nur im Bereich der basalen Einfaltungen, aber nicht bei den Schlußleisten zu beobachten sind. Ganz analoge Ergebnisse wurden bei der Epidermis von *Triturus cristatus* gewonnen. Künstlich hervorgerufene starke Vergrößerung der Interzellularräume tritt dort nicht auf, wo ein desmosomenartiger Zellkontakt vorliegt (PILLAI 1962).

Die lumenseitige Zelloberfläche ist in Mikrovilli ausgezogen, deren Gesamtheit das Bild eines Bürstensaumes ergibt (Abb. 16). Wie beim proximalen Tubulus der Wirbeltiernephrone stellen die Mikrovilli einfache zylinderförmige Auswüchse des apikalen Zellplasmas dar. Ihr Binnenraum ist von einer dichten Substanz erfüllt. Die kürzesten Mikrovilli habe ich bei *O. talaje* gefunden, wo sie eine Länge von etwa 1 µm nicht überschreiten. Ich habe aber von dieser Art zu wenig Material untersucht, um diese Werte verallgemeinern zu können. Bei *O. moubata* habe ich Größenschwankungen zwischen 2,4 und 4,5 µm festgestellt. Bei beiden Arten beträgt der mittlere Durchmesser etwa 0,07 µm. Die Mikrovilli stehen i. a. nicht so eng beieinander, daß sie sich seitlich berühren (Abb. 16). Dieser Eindruck entsteht nur dadurch, daß aus unterschiedlichen Ebenen entspringende Mikrovilli gleichzeitig geschnitten werden, was zu erwarten ist, da die Schnittdicke mit etwa 800 Å den Durchmesser der Mikrovilli übertrifft.

Die Mikrovilli der Malpighischen Gefäße von *Acheta domestica* (BERKALOFF 1960) und *Drosophila melanogaster* (WESSING 1962) besitzen einen zentralen Kanal und Mitochondrien. Etwas Entsprechendes habe ich bei den Mikrovilli des proximalen Tubulus nicht gefunden.

2. Distaler Tubulus

Die Zellen gliedern sich in einen basalen und einen apikalen (Abb. 17) Bereich. In ihrem Feinbau gleichen beide Abschnitte weitgehend denen des proximalen Tubulus, so daß sich eine gesonderte Besprechung der Mikromor-

phologie erübrigt. Nur der apikale Plasmasaum zeigt eine Differenz gegenüber dem proximalen Tubulus durch das Fehlen des Bürstensaumes (Abb. 17). An seiner Stelle finden sich an der Zelloberfläche sehr verstreut stehende kleine Mikrovilli, deren maximale Länge etwa 0,33 µm beträgt. Im Durchmesser sind sie mit etwa 0,07 bis 0,1 µm ein wenig dicker als beim proximalen Tubulus.

b) Tubulus von *Ornithodorus lahorensis*

Meine elektronenmikroskopischen Befunde enthalten — in Übereinstimmung mit den lichtmikroskopischen Ergebnissen — keine Hinweise für einen unterschiedlichen Bau der beiden Tubulusschenkel. Allerdings muß hinzugefügt werden, daß nur eine kleine Zahl von Schnitten untersucht wurde. An der lumenseitigen Oberfläche habe ich stets Mikrovilli gefunden, die zwar in lockerer Anordnung stehen, aber relativ lang sind; die längsten messen etwas über 1 µm. Da es sich außerdem um ein dünnes Epithel handelt, besteht eine weitgende Übereinstimmung mit den Verhältnissen des proximalen Tubulus bei den beiden bereits abgehandelten Arten. Ich halte deshalb die anatomische Bezeichnung proximaler Tubulus für übertragbar auf die beiden Schenkel des Tubulus von *O. lahorensis*.

Die Tubuluszellen zeigen die gleiche Aufteilung in basalen und apikalen Raum, die uns bereits bei den anderen Tubuli begegnet ist. Da der Feinbau auch sonst keine anderen Aspekte liefert, will ich hier nur genauer auf die Doppelmembranen der basalen Zone eingehen. Deren Analyse war bisher aus den Bildern des proximalen und distalen Tubulus von *O. moubata* und *O. talaje* nicht möglich, weil sich der Verlauf der Membranen nicht exakt über größere Strecken erkennen ließ. Auf den Abb. 19 und 20 lassen sich die Doppelmembranen aber im einzelnen sehr gut verfolgen. Man erkennt deutlich, daß der größte Teil von ihnen an der Zellbasis seinen Ausgang nimmt, nach Durchlaufen einer unterschiedlich langen Strecke umbiegt und wieder in die basale Zellmembran einmündet. Ein weiterer Teil vereinigt sich mit anderen Doppelmembranen, und zwar recht häufig im Bereich der Umbiegungsstelle. Auf diese Weise bildet das Gros der Doppelmembranen ein in sich zusammenhängendes System ohne Anfang und Ende. Auch einige ringförmig geschlossene Doppelmembranen kann man im Plasma beobachten.

Ganz vereinzelt findet man an der Zellbasis ihren Ursprung nehmende Doppelmembranen, die blind im Cytoplasma enden. In diesen Fällen ist die Frage nach der Entstehung einfach zu beantworten, denn es kann sich wohl nur um Einfaltungen der basalen Zellmembran handeln. Die Einfaltungen vermögen offensichtlich nicht nur vertikal zum Zellapex hin auszuwachsen,

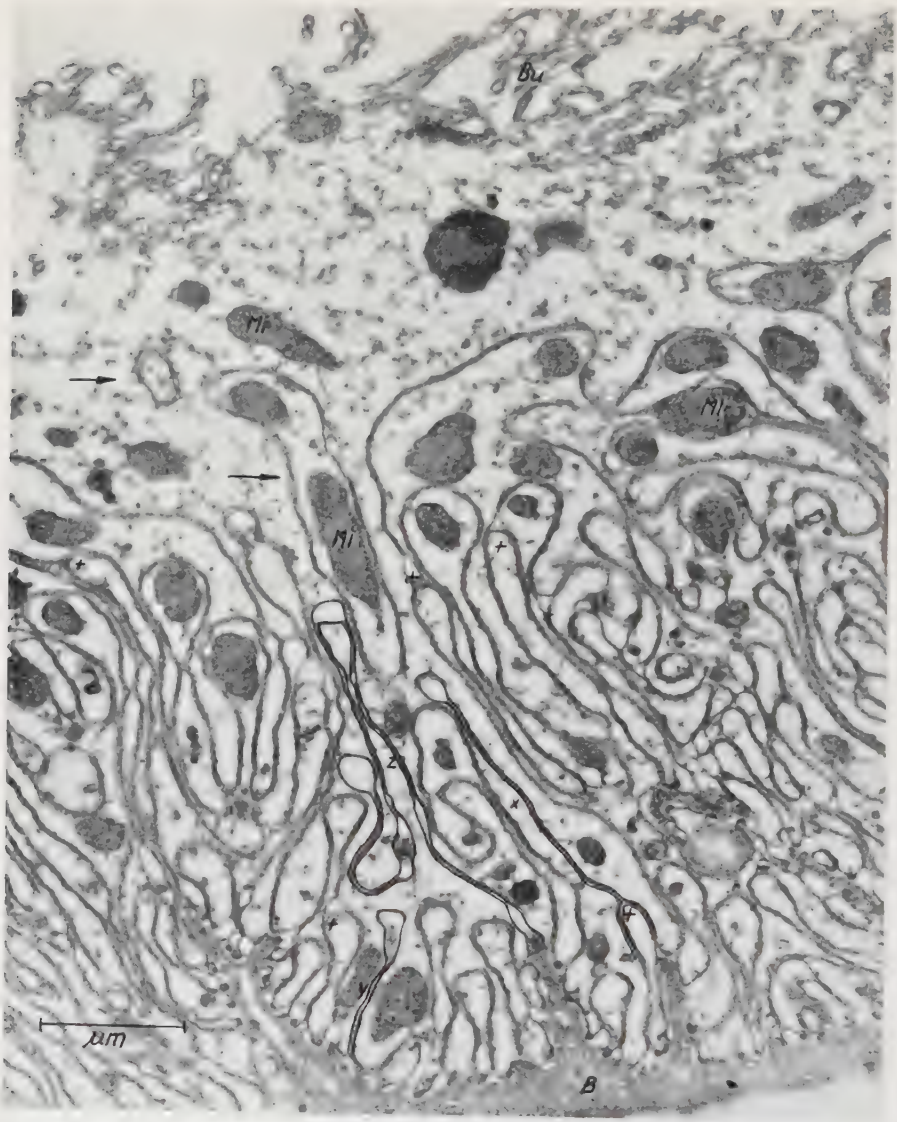

Abb. 19. Tubulus von *O. laboriosus*. Längsschnitt. *B* = Basalmembran, *Bu* = Bürstensaum, *Mi* = Mitochondrien, *x*, *y*, *z* = blind endende Doppelmembranen (durch Retuschierung hervorgehoben), + = ringförmig geschlossene Doppelmembran, – = Stellen, an denen Doppelmembranen münden. Fix. Glutaraldehyd OsO_4

sondern können ihre Wachstumsrichtung ändern, wobei sich die schon bekannten Umbiegungsstellen bilden. Auf Abb. 19 erkennt man zwei gestreckte Einfaltungen (*x* und *y*) und eine mit doppelt haarnadelförmigem Verlauf (*z*).

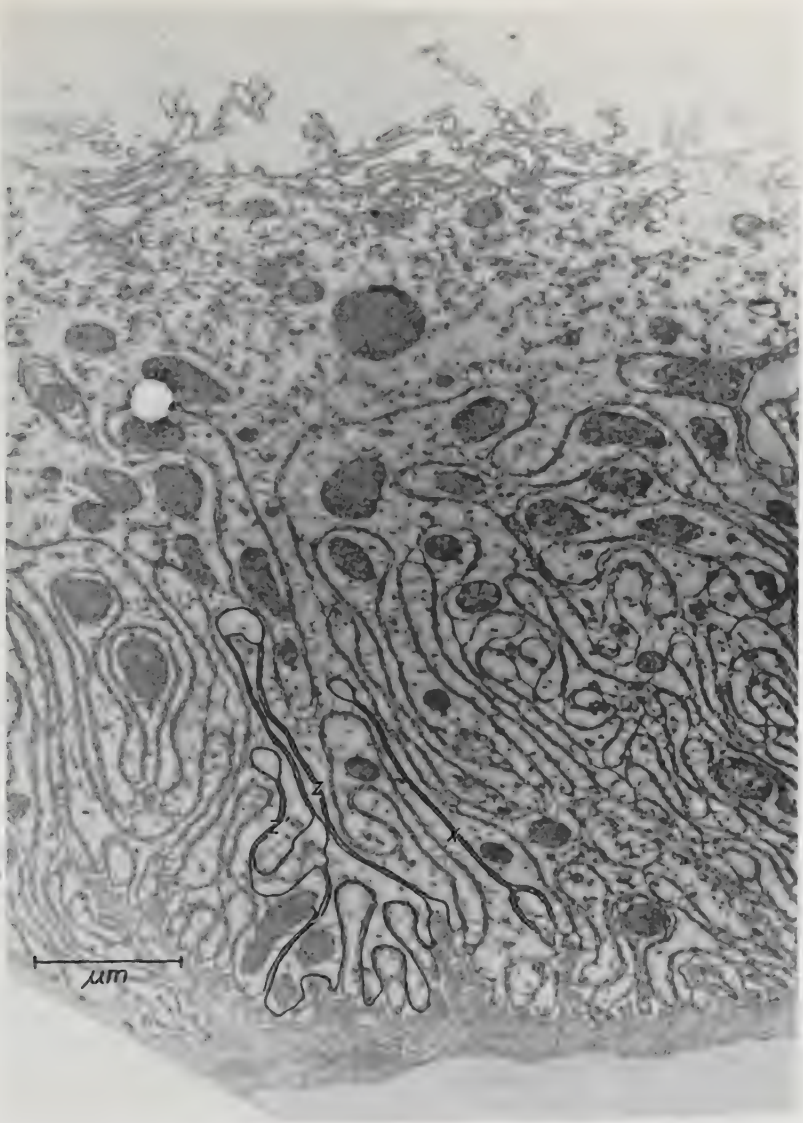

Abb. 20. Tubulus von *O. lahorensis*, Längsschnitt. Diese und die vorhergehende Abbildung wurden von zwei dicht aufeinanderfolgenden Serienschnitten erhalten. Die auf Abb. 20 blind endende Doppelmembran *a* ist mit der Doppelmembran *z* verschmolzen, wobei ein blind endender Abschnitt *z'* übrig geblieben ist. Doppelmembranen *x*, *y*, *z*, *z'* durch Retuschierung hervorgehoben. Fix. Glutaraldehyd/OsO_4

Abb. 20 gibt den Verlauf derselben Membranen wieder, wie er sich im Abstand einiger Dünnschnitte darstellt. Man sieht, daß die Einfaltung (*y*) in (*z*) einmündet, wodurch ein völlig membranumschlossenes Plasmakompartiment

gebildet wird. Von (z) bleibt noch ein blind endender Abschnitt (z') übrig, der sich wahrscheinlich in einem anderen Zellniveau ebenfalls an eine Doppelmembran anschließt. Aus diesen Befunden folgere ich, daß zumindest einige der Doppelmembranen durch Einstülpung der basalen Zellmembran gebildet werden und in diesen Fällen der Zusammenhang der Membranen durch Fusion zustande kommt. Wo diese Deutung zutrifft, gehören alle von Membranen umschlossenen Plasmaproportionen zu jeweils ein und derselben Zelle, und der Spaltraum zwischen den Membranen ist nicht interzellulär. Ich kann jedoch nicht ausschließen, daß ein Teil der Doppelmembranen auch durch seitliche Verzahnung verschiedener Zellen entsteht. In diesem Sinne würden sich ringförmige Anschnitte am leichtesten erklären lassen. Das von ihnen umhüllte Plasma wäre dann Teil einer anderen Zelle, der Spalt zwischen den Membranen ein Interzellularraum. Auch an der Zellbasis befindliche isolierte Cytoplasmaportionen kann man als Ausläufer benachbarter Zellen auffassen, ich habe jedoch für diese Annahmen keinerlei Beweise.

Die hier angeschnittenen Probleme treten auch anderweits auf, denn bei Zellen sehr verschiedener Organherkunft hat man durch den basalen Bereich ziehende Doppelmembranen nachgewiesen (Zusammenstellung bei Komnick und Wohlfarth-Bottermann 1964). Die Frage der Entstehungsweise wird unterschiedlich beantwortet. Diskutiert werden vor allem immer wieder zwei Mechanismen: Bildung der Doppelmembranen durch Einfaltung der basalen Zellmembran, wie ich es für *Ornithodorus* wahrscheinlich machen konnte und Bildung durch Verzahnung verschiedener Zellen. Vornehmlich durch Einfaltung sollen die Doppelmembranen bei den Malpighischen Gefäßen von *Drosophila melanogaster* (Wessing 1965) und *Acheta domestica* (Berkaloff 1960) entstehen, während sie beim dünnen Segment der Henleschen Schleife (Thoenes 1965) und beim Ciliarkörper (Torney 1963) nachgewiesenermaßen durch Zellverzahnung zustande kommen. Schließlich können beide Mechanismen gleichzeitig verwirklicht sein, wie es beim proximalen und distalen Tubulus des Wirbeltiernephrons (Thoenes 1965) und bei den Tubuli der Salzdrüse der Fall ist (Komnick 1963). Neben diesen beiden Arten wird gelegentlich noch eine dritte Entstehungsmöglichkeit erwogen. Bei dieser wird angenommen, daß im Plasma entstandene Vesikeln sich reihig anordnen und anschließend unter Bildung eines durchgehenden Spaltraumes miteinander verschmelzen (Suzuki, zit. nach Berkaloff 1960). Tatsächlich findet man vielfach im Plasma auftretende Vesikelketten (Berkaloff 1960, Pillai 1962), und auch bei meinen Untersuchungen ließen sie sich ab und zu nachweisen. Es ist jedoch ebensogut denkbar, daß es sich hier um Zerfallsstadien von Doppelmembranen handelt, wie es Berkaloff (1960) annimmt.

Aus dieser kurzen Darstellung ergibt sich, daß sich die Frage der Bildung basaler Doppelmembranen nicht generell beantworten läßt, da sicherlich mehrere Entstehungsmöglichkeiten verwirklicht sind. Die Ergebnisse an anderen Objekten lassen sich deshalb auch nicht zur Deutung der Verhältnisse bei *Ornithodorus* heranziehen. Eine endgültige Klärung ließe sich nur durch eine größere Zahl von Serienschnitten erbringen.

c) An den Tubuli auftretende Verwachsungserscheinungen

Die schon im Lichtmikroskop auffällige Erscheinung der Verwachsung

aneinandergrenzender Tubuli konnte elektronenmikroskopisch bestätigt werden. An der Verwachsungsstelle fehlt die Basalmembran, und zwischen beiden Schenkeln besteht eine Gewebebrücke. Die beiden Epithelien sind dabei so innig miteinander verwachsen, daß keine Spur einer Grenze zwischen ihnen erkennbar ist. Es besteht eine einheitliche basale Zone mit von einem Tubulus zum anderen durchlaufenden Doppelmembranen. Es stellt sich natürlich die Frage, ob hier ein Syncytium vorliegt. Bei der verwirrenden Menge der Membranen ist eine Antwort jedoch von vornherein ausgeschlossen, da die Zellgrenzen sich nicht verfolgen lassen.

Verwachsungen sind nicht auf Tubuli allein beschränkt. Die gleiche Erscheinung findet man, wenn auch wesentlich seltener, zwischen Sacculus- und Tubulusgewebe. Auch hier stehen die Epithelien bei fehlender Basalmembran in direktem Zellkontakt miteinander.

d) Sekretorische Prozesse an den Tubuli

In einigen Fällen konnte ich am proximalen Tubulus eine Abstoßung von Plasmapartien in das Tubuluslumen beobachten. Auf manchen Bildern sieht man deutlich, wie sich vom apikalen Zellbereich unter Durchbrechung und offensichtlicher Zerstörung des Bürstensaumes kleine Plasmaportionen abschnüren, während andere bereits frei im Lumen zu liegen scheinen. Es ist denkbar, daß es sich bei dieser Erscheinung um apokrine Sekretion handelt; die Bilder ähneln jedenfalls stark denen, die man von der Glandula submaxillaris (Kurosumi et al. 1961) und bestimmten Schweißdrüsen (Kneeland 1966) erhält, für die ein solcher Prozeß beschrieben wurde. Ebensogut ist es jedoch möglich, daß es sich hier um Artefakte handelt. Das Gewebe macht an der fraglichen Stelle zwar einen intakten Eindruck, ich konnte aber in dicht angrenzenden Bereichen starke Zerstörungen feststellen. Für die Tubuli der Wirbeltiernephrone ist ferner bekannt, daß es bei der Fixierung leicht zu starker Quellung und Vorwölbung der apikalen Plasmazone kommt (Maunsbach et al. 1962, Maunsbach 1966a, Sitte 1965). Mit dem Auftreten entsprechender Vorgänge ist natürlich auch hier zu rechnen, so daß die Plasmaabstoßung Ausdruck eines unnatürlichen Quellungsvorganges sein kann. Gegen apokrine Sekretion scheint mir weiterhin das Sporadische dieser Erscheinung zu sprechen, so daß die Argumente zu Gunsten eines Artefakts überwiegen.

V. Diskussion

Am Sacculus von *Ornithodorus* sind vor allem zwei Strukturelemente hervorzuheben: die der Basalmembran aufliegenden Pedicellen und die zwi-

schen ihnen ausgespannten feinen Membranen. Entsprechende Bildungen kommen bei den Nephridialorganen der Wirbeltiere, Anneliden und Crustaceen vor. Die Pedicellen weisen zwar bei den Vertretern so verschiedener systematischer Gruppen kleine Unterschiede in Größe und Gestalt auf — so sind sie bei Wirbeltieren breiter und höher als bei *Ornithodorus* — in allen Fällen überziehen sie aber als ein dichtes Geflecht eine Basalmembran. Auf Flächenschnitten sieht man dabei, daß bei Wirbeltieren (Yamada 1955, Abb. 4), Crustaceen (Kümmel 1964, Abb. 3a) Anneliden (Koechlin 1966, Tafel 1) und Spinnentieren (Abb. 14) einander ganz ähnliche Bilder einer intensiven Verzahnung dieser feinen Ausläufer zu finden sind. Ferner werden die engen Schlitze zwischen den Pedicellen stets von einer feinen Membran überbrückt.

Für die Dicke dieser feinen Membran ermittelt sich beim Sacculus von *Ornithodorus* ein Wert von etwa 80 bis 90 Å. Möglicherweise handelt es sich jedoch hier um eine Täuschung. Mißt man nämlich die Dicke der Zellmembranen etwa an den Plasmaausläufern nach, so findet man für diese einen Wert, der rund dreimal über dem der Einheitsmembran liegt. Es ist denkbar, daß die feine Membran um etwa den gleichen prozentualen Betrag zu dick erscheint und ihr wahrer Durchmesser somit nur 20 bis 30 Å beträgt. Werte dieser Größenordnung wurden für die feinen Membranen der Wirbeltierpodocyten (Yamada 1955) und die Diaphragmen von Kapillarendothelien (Wolff und Merker 1966, Elfvin 1965) gefunden. Elfvin konnte weiterhin zeigen, daß die Diaphragmen direkt in die äußere osmiophile Schicht der Einheitsmembran übergehen. Ich nehme an, daß bei *Ornithodorus* der Zusammenhang der feinen Membran mit der Cytoplasmamembran diesen Ergebnissen von Elfvin entspricht (Abb. 3).

Vom funktionellen Standpunkt aus scheint es mir gerechtfertigt, den Sacculus als Filterorgan zu bezeichnen, wie es bereits Lees (1946) getan hat. Vom morphologischen Bild her spricht für einen nur passiven Prozeß auch die geringe Ausrüstung des Sacculusgewebes mit Mitochondrien, die besonders im Vergleich zum Tubulusepithel, an dem aktive Vorgänge ablaufen, deutlich wird.

Zum Verständnis der weiteren physiologischen Erörterungen will ich einige Bemerkungen zur Lebensweise von *Ornithodorus* vorausschicken. Die Zecken befallen als blutsaugende Parasiten Vögel und Säuger, wobei *O. moubata* besonders den Menschen aufsucht (Geigy und Herbig 1955). Die aufgenommene Blutmenge beträgt bei *O. moubata* das Doppelte bis Sechsfache vom Gewicht des nüchternen Tieres, der Saugakt ist nach spätestens 30 Minuten beendet (Lees 1946). Bereits kurze Zeit nach Beginn der Blutaufnahme beginnt Exkretionsflüssigkeit aus den Poren der Coxaldrüsen auszutreten. Die abgeschiedene Menge beträgt etwa die Hälfte des Gewichts der Blutmahlzeit (Lees 1946). Die für das Tier wichtigen geformten Bestandteile des Blutes werden also im Körper zurückgehalten, während der wässerige Anteil sofort ausgeschieden wird. Dieser ist einmal in bezug auf das reine Wasser für die Ernährung ohne Bedeutung, zum anderen würde er eine erhebliche Veränderung der Zusammensetzung der Hämolymphe und damit des inneren Milieus verursachen, da Säuger- und Zeckenblut sich hinsichtlich der gelösten Substanzen und des osmotischen Druckes unterscheiden (Boné 1943, Lees 1946). Von den sich hieraus ergebenden Konsequenzen wird weiter unten die Rede sein.

Die Coxalorgane sind vor allem für die Osmo- und Ionenregulation verantwortlich, die Ausscheidung der Abbauprodukte des Proteinstoffwechsels fällt dagegen den Malpighischen Gefäßen als Aufgabe zu. Sie sind mit einer weißlichen wasserarmen Masse gefüllt, die nach Lees zur Hauptsache aus Guaninkristallen bestehen soll. Während bei den meisten Wirbeltieren beide Aufgaben von der Niere übernommen werden, findet man den Zecken entsprechende Verhältnisse bei den Fischen. Hier dient die Niere in erster Linie der Osmo- und Ionenregulation, die Abgabe der Endprodukte des Stickstoffhaushaltes (NH_3) geschieht vor allem durch die Kiemen. (Dagegen stehen die Kiemen ebenfalls im Dienste der Osmo- und Ionenregulation.)

Die ausgeschiedene Harnmenge je Coxaldrüse muß bei den Zecken nach den oben gemachten Erörterungen sehr hoch sein. Messungen haben gezeigt (Lees 1946), daß bei *O. moubata* die ausgeschiedene Menge je Organ bei einem Organgewicht von etwa 1 mg etwa 0,0015 ml/min beträgt, bei *O. delanoei acinus* sogar etwa 0,03 ml/min. Auf 1 g Drüsengewicht umgerechnet ergeben sich Ausscheidungsraten von 1,5 ml/min für *O. moubata* und 30 ml/min für *O. delanoei acinus*. Diese sehr hohe Ausscheidungsrate spricht an sich sehr zu Gunsten einer Filtration als Initialprozeß.

Nimmt man eine Filtration als gegeben an, so kann man die Werte der Ausscheidungsraten etwa den Filtrationsraten gleichsetzen, unter der wohl gerechtfertigten Annahme, daß bei der Tubuluspassage nur wenig Wasser reabsorbiert wird. Die erstaunliche Höhe der Filtrationsrate (und Ausscheidungsrate) der Zecken wird besonders deutlich bei einem Vergleich mit den entsprechenden Werten der menschlichen Niere, alle Werte bezogen auf 1 g Organ. Bei der menschlichen Niere liegt die filtrierte Menge bei 0,27 ml/min. Die Filtrationsrate ist also bei *O. moubata* relativ 5mal höher, bei *O. delanoei acinus* sogar etwa 100mal. Die Ausscheidungsraten liegen natürlich noch um ein weiteres Vielfaches über denen der menschlichen Niere, da dort ja fast alles Wasser reabsorbiert wird. Es muß allerdings hinzugefügt werden, daß die Leistung der Coxalorgane nur unmittelbar nach Einsetzen der Flüssigkeitsabscheidung diese Höhe hat. Die bei der morphologischen Untersuchung zu Tage getretene starke Oberflächenvergrößerung der Coxaldrüsen erhält durch die physiologischen Ergebnisse ihre Erklärung.

Bei der Abscheidung der Coxalflüssigkeit aus der Hämolymphe können Basalmembran und feine Membran als Filter wirken. Analog zu den Verhältnissen bei Wirbeltieren wird man erwarten können, daß diese Filter für Makromoleküle, also vor allem Proteine, unpassierbar sind. Der bei der Filtration gebildete Primärharn sollte daher ein Ultrafiltrat sein. Da Mikropunktierungen des Sacculus noch nicht vorgenommen wurden, ist man auf eine indirekte

Prüfung dieser Frage durch Untersuchung der ausgeschiedenen Flüssigkeit (= Endharn) angewiesen. Nach Boné beträgt im Endharn der Gehalt an Protein-Stickstoff 0,5 bis 5 mg-%. Dieser Betrag ist zwar sehr gering, deutet aber darauf hin, daß die Filtermembranen nicht völlig undurchlässig für Eiweißmoleküle sind, was übrigens gleichermaßen für Wirbeltiere gilt. Beim Menschen z. B. enthält der Primärharn etwa 30 mg-% Eiweiß (Rein-Schneider), die allerdings im Laufe der Tubuluspassage fast vollständig rückresorbiert werden.

Die Durchlässigkeit der Membranen hat Lees durch Injektion verschiedener Farbstoffe und Proteine in die Hämolymphe der Zecken geprüft. Dabei ergab sich, daß relativ kleinmolekulare Stoffe, wie Phenolrot, Kongorot und Hämoglobin immer in der Coxalflüssigkeit nachgewiesen werden können. Oft treten sie bereits nach einer Minute im Endharn auf, einer Zeitdauer, die für Abscheidung durch Filtration spricht. Eine zusätzliche Sekretion kann bei Fremdstoffen, wie Phenolrot, PAH, Diodrast u. a. aber nicht ausgeschlossen werden, da sie für Wirbeltiere nachgewiesen ist (Smith 1951). Albumin war nur bei einigen Versuchstieren im Endharn auffindbar, Casein dagegen nie. Da sich der Glomerulusfilter in bezug auf diese Stoffe ganz entsprechend verhält, stellen diese Ergebnisse einen weiteren Hinweis für einen Filtrationsvorgang bei *Ornithodorus* dar.

Damit Filtration ablaufen kann, ist als Voraussetzung eine hydrostatische Druckdifferenz zwischen Hämolymphe und Primärharn notwendig, die den kolloidosmotischen Druck übersteigt. Der Binnendruck des vollgesogenen Tieres oder Kontraktion der großen Dorsoventralmuskeln werden eine Kompression des Sacculus bewirken. Die Herstellung einer Druckdifferenz zu beiden Seiten der Filtermembran wird vor allem durch Kontraktion der vielen an dem Coxalorgan inserierenden Muskeln zustande kommen.

Wie bereits oben gesagt, unterscheiden sich Hämolymphe und aufgenommenes Blut in Zusammensetzung und osmotischem Druck. Den Coxalorganen fällt damit auch die Regulierung des inneren Milieus zu, womit eine weitere Entsprechung zur Wirbeltierniere gegeben ist. So kann nach Boné bei einer Schwankung der Cl^--Konzentration von 0,2 bis 0,85 g-% (ausgedrückt als NaCl) im aufgenommenen Blut die Cl^--Konzentration der Hämolymphe weitgehend konstant gehalten werden. Dieser Wert schwankt geringfügig um 1 g-% Cl . Da der Primärharn bis auf die Plasmoproteine in seiner Zusammensetzung der Hämolymphe entspricht, ist die Regulierung nur durch selektive Rückresorption und evtl. Sekretion von Stoffen möglich. Den Ort für diese Vorgänge stellen die Tubuli dar, bei deren Passage das Ultrafiltrat zum Endharn verändert wird.

Die Feinstruktur der Tubuli ist morphologischer Ausdruck für die aktiven Prozesse der Sekretion und Rückresorption, da ein Vergleich durch das Tierreich zeigt, daß diese Strukturen bei allen exkretorisch tätigen Organen immer wiederkehren (Graszynski 1963). Die große Zahl der Mitochondrien ist daher ein Hinweis auf das Ablaufen aktiver Vorgänge, denn in diesen Organellen wird das Energie liefernde ATP synthetisiert.

Die genaue Bedeutung und Funktionsweise der Mikrovilli und Doppelmembranen ist noch weitgehend ungeklärt. Zweifellos wird durch beide Erscheinungen eine starke Oberflächenvergrößerung der Zelle bewirkt, die sicherlich mit der Abgabe und Aufnahme von Stoffen in Zusammenhang steht. Hierfür spricht auch, daß man bei Wirbeltieren an den Membranen der Mikrovilli und den basalen Doppelmembranen ATPase-Aktivität feststellen konnte (Ashworth et al. 1963).

Mikrovilli werden vor allem für Resorptionsvorgänge in Anspruch genommen (Komnick und Wohlfarth-Bottermann 1964), wofür u. a. das Verhalten der Nahrungsvakuolen bei Ciliaten spricht. Mikrovilli entstehen in diesen Vakuolen erst, wenn ein Nahrungsbrocken in Lyse übergegangen ist (Uhlig et al. 1965). Ferner spricht für diese Annahme, daß rein sekretorische Organe wie die Salzdrüse nur ganz spärlich mit Mikrovilli versehen sind (Komnick 1963).

Die basalen Doppelmembranen bzw. die zwischen ihnen befindlichen Spalträume dienen wohl dem Stofftransport sowohl in Richtung vom Zellapex zur Zellbasis als auch umgekehrt. Ihre Bedeutung für Sekretionsvorgänge konnte an der Salzdrüse gezeigt werden, bei der Cl^--Transport zum Tubuluslumen in den Lückenräumen vonstatten geht (Komnick 1965). Für eine Rolle bei der Rückresorption von Salzen spricht die Tatsache, daß bestimmte Eidechsen, denen die basalen Doppelmembranen fehlen, nicht in der Lage sind, einen hypoosmotischen Harn zu produzieren (Roberts und Schmidt-Nielsen 1966). Ganz allgemein scheinen die basalen Doppelmembranen eine Funktion beim Wassertransport zu spielen, da man diese Strukturen immer an Organen mit nachweisbarem Flüssigkeitstransport findet (Pease 1956).

Schwierigkeiten für das Verständnis bereitet die Art und Weise, in der sich ein solcher Stofftransport vollzieht. Häufig liegen die Doppelmembranen, deren zusammenhängendes System auch als basales Labyrinth (Ruska et al. 1957) bezeichnet wird, eng aneinander, so daß in den schmalen Spalträumen eine Flüssigkeitsbewegung nicht durch freie Strömung, wohl aber durch Kapillarkräfte möglich ist. Daneben ist auch an einen Stofftransport durch Membranflußmechanismen nach Bennett (1956) zu denken.

Eine Erwähnung verdienen die Erweiterungen der Räume des basalen Labyrinths, die ich bei meinen Präparaten in unterschiedlich starkem Ausmaß ständig feststellen konnte. Entsprechende Erscheinungen sind von anderen Objekten seit langer Zeit bekannt und haben zu einer Hypothese über den Mechanismus der Wasserrückresorption geführt (Druckwandlerhypothese von Ruska et al. 1957). Es ist jedoch eine offene Frage, ob diese Erweiterungen einen realen Zustand der lebenden Zelle darstellen, da die Weite der Spalträume stark von der Art der Fixierungsmethode abhängig ist (Maunsbach et al. 1962, Maunsbach 1966a, Pillai 1962, Ruska 1960). Bei *Ornithodorus* sind die Erweiterungen des basalen Labyrinths mit großer Wahrscheinlichkeit als Artefakte zu deuten.

Von physiologischer Bedeutung ist sicherlich die Hintereinanderschaltung eines Tubulusabschnittes mit Bürstensaum und eines Segmentes mit nur wenigen kleinen Mikrovilli, wie sie bei *O. moubata* und *O. talaje* auftritt. Die gleiche Erscheinung findet man bei Vertretern aller Wirbeltierklassen, ferner bei Skorpion (Rasmont 1958), Flußkrebs (Labyrinth) (Maluf 1939) und Regenwurm (Graszynski 1963), wobei das Bürstensaumepithel immer der proximale Abschnitt ist.

Der proximale und distale Tubulus der Zecken sind in ihrem Feinbau am ähnlichsten den entsprechenden Abschnitten der Wirbeltiertubuli, bei denen die hier ablaufenden physiologischen Vorgänge sehr genau bekannt sind. Durch Mikropunktierung bei Amphibien und Säugern ist erwiesen, daß die Flüssigkeit im proximalen Tubulus stets isosmotisch mit dem Blutplasma ist (Walker et al. 1937, Walker et al. 1941, Gottschalk und Mylle 1959, Lassiter et al. 1961, Ullrich 1965). Der hypoosmotische Harn entsteht erst im distalen Tubulus. Der Hauptanteil des Wassers und der gelösten Substanzen wird bereits im proximalen Tubulus rückresorbiert.

Entsprechend diesen Befunden kann man die Hypothese aufstellen, daß bei *Ornithodorus* die Coxalflüssigkeit im proximalen Tubulus isosmotisch ist und im distalen Tubulus durch anisosmotische Rückresorption von gelösten Substanzen hypoosmotisch wird. Da die Mikrovilli für die Rückresorption offensichtlich von großer Bedeutung sind, wird die Hauptmenge der gelösten Stoffe wahrscheinlich im proximalen Tubulus der Flüssigkeit entnommen.

Physiologische Vorversuche haben ergeben, daß die ausgeschiedene Flüssigkeit ärmer an K^+ (gleiches gilt für Cl^- nach Lees) ist als die Hämolymphe, was sich am einfachsten durch Rückresorption deuten läßt, wenn man keine Wasserausscheidung in die Tubuli annimmt. Da bei Wirbeltieren eine fast vollständige Rückresorption von K^+ im proximalen Tubulus für wahrschein-

lich gilt (Rein-Schneider 1964), ist der Ort dieses Vorganges bei *Ornithodorus* vielleicht der entsprechende Abschnitt.

Über die physiologische Bedeutung der Verwachsungsstellen kann man nur Vermutungen anstellen. Möglicherweise dienen sie einem aktiven Quertransport von Substanzen zwischen aneinandergrenzenden Tubuli, dessen Zweck allerdings dunkel ist.

VI. Zusammenfassung

1. Es wurden licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Coxalorgane von *Ornithodorus moubata*, *O. talaje* und *O. lahorensis* durchgeführt. Die Coxalorgane der untersuchten Arten bestehen aus zwei verschieden gebauten Abschnitten, einem Sacculus und dem daran anschließenden Tubulus. Die Coxalorgane sind bei allen drei Arten sehr ähnlich gebaut, unterscheiden sich aber im Grad der Kompliziertheit des Sacculus und der Zahl der Tubuluswindungen.

2. Der Tubulus gliedert sich bei *O. moubata* und *O. talaje* in drei Abschnitte: proximalen Tubulus, distalen Tubulus und Endstück. Der proximale Tubulus unterscheidet sich vom distalen durch den Besitz eines Bürstensaumes. Das Endstück ist mit einer kutikularen Intima ausgekleidet. Bei *O. lahorensis* scheint ein dem distalen Tubulus äquivalenter Abschnitt zu fehlen.

3. Das Saculusepithel ist in viele Plasmastränge aufgespalten, deren feinste Ausläufer, die Pedicellen, die Basalmembran in einem dichten Netz überziehen. Zwischen den Pedicellen vorhandene Schlitze werden durch eine feine Membran überbrückt. Der Aufbau entspricht im Prinzip den Verhältnissen bei Wirbeltiernieren, bei der Antennendrüse des Flußkrebses und dem periösophagialen Plexus von *Sabella*.

4. Die morphologischen Ergebnisse und physiologische Daten sprechen dafür, daß die Coxalflüssigkeit im Sacculus durch Druckfiltration abgeschieden wird. Der Sacculus kann vom funktionellen Standpunkt aus daher als Filterorgan bezeichnet werden. Die Filtrationsrate wird abgeschätzt.

5. Die Umwandlung des Ultrafiltrats in den Endharn muß während der Passage des Tubulus geschehen. Auffälligste Elemente seiner Feinstruktur sind Mikrovilli, basale Einfaltungen und Mitochondrien. Die Bedeutung dieser Strukturen für die Prozesse der Rückresorption und Sekretion wird erörtert. Anhand eines Vergleichs mit den Verhältnissen bei Wirbeltieren werden Rückschlüsse (hypothetischer Art) auf eine Verteilung bestimmter

Funktionen auf den proximalen und distalen Tubulus bei der Endharnbildung gezogen.

VII. Schrifttum

Ashworth, C. T., F. J. Luibel und S. C. Stewart: The Fine Structural Localization of Adenosine Triphosphatase in the Small Intestine, Kidney, and Liver of the Rat. J. Cell Biol. **17** (1963) 1—18.

Bennett, H. St.: The concepts of membrane flow and membrane vesiculation as mechanisms for active transport and ion pumping. J. Biophys. Biochem. Cytol., Suppl. **2** (1956) 99—103.

Berkaloff, A.: Constribution a l'Étude des Tubes de Malpighi et de l'Excrétion chez les Insetes. Ann. Sc. Nat. Zool., Ser. **12** (1960) 869—947.

Boné, G.-J.: Recherches sur les Glandes Coxales et la Régulation du Milieu Interne chez l'Ornithodorus moubata Murray. Ann. Soc. Zool. Belg. **74** (1943) 16—31.

Brandenburg, J.: Die Reusenformen der Cyrtocyten. Zool. Beitr., N. F. **12** (1966) 345—417.

Braun, G., G. Kümmel und J. A. Mangos: Studies on the Ultrastructure and Function of a Primitive Excretory Organ, the Protonephridium of the Rotifer Asplanchna priodonta. Pflügers Arch. **289** (1966) 141—154.

Christophers, S. R.: Sci. Mem. Med. Sanit. Dep. India, **23** (1906), (zit. nach Lees 1946).

Eakin, R. M.: Electron microscopy of the nephridium of Perpatonder novaezealandicus (Phylum Onychophora). Am. Zoologist **4** (1964) 433—434.

Elfvin, L.-G.: The Ultrastructure of the Capillary Fenestrae in the Adrenal Medulla of the Rat. J. Ultrastruct. Res. **12** (1965) 687—704.

Farquhar, M. G., und G. E. Palade: Junctional Complexes in Various Epithelia. J. Cell Biol. **17** (1963) 375—412.

Geigy, R., und A. Herbig: Erreger und Überträger tropischer Krankheiten. Acta Tropica, Suppl. **6** (1955).

Gottschalk, C. W., und M. Mylle: Micropuncture studies of the mammalian urinary concentrating mechanism: evidence for the countercurrent hypothesis. Am. J. Physiol. **196** (1959) 927.

Graszynski, K.: Die Feinstruktur des Nephridenkanals von Lumbricus terrestris. Zool. Beitr., N. F., **8** (1963) 189—296.

Hall, B. V.: Studies of normal glomerular structure by the electron microscopy. Proc. 5. Ann. Conf. Nephrotic Syndrome 1953 (zit. nach Smith 1956).

Harrison, F. M., und A. W. Martin: Excretion in the Cephalopod, Octopus dofleini. J. Exp. Biol. **42** (1965) 71—98.

Kneeland, J. E.: Fine structure of the sweat glands of the antebrachial organ of Lemur catta. Z. Zellforsch. **73** (1966) 521—533.

Koechlin, N.: Ultrastructures du plexus sanguin périoesophagien; ses relations avec la néphridie de Sabella pavonina Savigny. C. R. acad. Sc. Paris 262, Ser. D, (1966) 1266—1269.

Komnick, H.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur funktionellen Morphologie des Ionentransportes in der Salzdrüse von Larus argentatus (I. Bau und Feinstruktur der Salzdrüse). Protoplasma **56** (1963) 274—314.

— Funktionelle Morphologie der Salzdrüsenzellen. Sekretion und Exkretion. Springer-Verlag (1965) 289—314.

Komnick, H., und K. E. Wohlfarth-Bottermann: Morphologie des Cytoplasmas. Fortschr. d. Zool. **17** (1964) 1—154.

Künssberg, K.: Eine Anticoagulindrüse bei Zecken. Zool. Anz. **38** (1911) 263—268.

Kümmel, G.: Das Cölomsäckchen der Antennendrüse von Cambarus affinis Say. (Decapoda, Crustacea). Zool. Beitr., N. F. **10** (1964) 227—252.

— Druckfiltration als ein Mechanismus der Stoffausscheidung bei Wirbellosen. Sekretion und Exkretion. Springer-Verlag (1965) 203—227.

—, und J. Brandenburg: Die Reusengeißelzellen (Crytocyten). Z. Naturforsch. **16b** (1961) 692—697.

Kurosumi, K., M. Yamagihi und M. Sekine: Mitochondrial deformation and apocrine secretory mechanism in the rabbit submandibular organ as revealed by electron microcsopy. Z. Zellforsch. **55** (1961) 297—312.

Kurtz, St. M., und J. F. A. McManus: The Fine Structure of the Human Glomerular Basement Membrane. J. Ultrastruct. Res. **4** (1960) 81—97.

Lassiter, W. E., C. W. Gottschalk und M. Mylle: Micropuncture study of net transtubular movement of water and urea in nondiuretic mammalian kidney. Am. J. Physiol. **200** (1961) 1139—1146.

Latta, H., A. B. Maunsbach und S. C. Madden: The Centrolobular Region of the Renal Glomerulus Studied by Electron Microscopy. J. Ultrastruct. Res. **4** (1960) 455—472.

Lees, A. D.: Chloride Regulation and the Function of the Coxal Glands in Ticks. Parasitology **37** (1946) 172—184.

Little, C.: The Formation of Urine by the Prosobranch Gastropod Mollusc Viviparus viviparus Linn. J. exp. Biol. **43** (1965) 39—54.

Maluf, N. S. R.: On the anatomy of the kidney of the crayfish and on the absorption of chloride from fresh water by this animal. Zool. Jb. (Physiol.) **59** (1939) 515—534.

Martin, A. W.: Recent Advances in Knowledge of Invertebrate Renal Function. In: Recent Advances in Invertebrate Physiology. Oregon: University of Oregon Publications (1957) 247—276.

Maunsbach, A. B.: The Influence of Different Fixatives and Fixation Methods on the Ultrastructure of the Rat Kidney Proximal Tubule Cells. II. Effects of Varying Osmolality, Ionic Strength, Buffer System and Fixative Concentration of Glutaraldehyde Solutions. J. Ultrastruct. Res. **15** (1966a) 283—309.

— Observations on the Ultrastructure and Acid Phosphatase Activity of the Cytoplasmatic Bodies in Rat Kidney Proximal Tubule Cells. J. Ultrastruct. Res. **16** (1966b) 197—238.

—, S. C. Madden und H. Latta: Variations in the Fine Structure of Renal Tubular Epithelium under Different Conditions of Fixation. J. Ultrastruct. Res. **6** (1962) 511—530.

Pease, D. C.: The fine structure of the kidney seen by the electron microscopy. J. Histochem. Cytochem. **3** (1955) 295—301.

— Infolded basal plasma membranes found in epithelia noted for their water transport. J. Biochem. Cytol., Suppl. **2** (1956) 203—208.

Picken, L. E. R.: The mechanism of urine formation in invertebrates. 2. The excretory mechanism in certain Mollusca. J. exp. Biol. **14** (1937) 20—34.

Pillai, P. A.: Electron Microscopic Studies on the Epidermis of Newt with an Enquiry into the Problem of Induced Neoplasia. Protoplasma **55** (1962) 10—62.

Potts, W. T. W.: Excretion in the Molluscs. Biol. Rev. **42** (1967) 1—41.

Rasmont, R.: Structure et ultrastructure de la Glande Coxale d'un scorpion. Ann. Soc. R. Zool. Belg. **88** (1957—58) 239—272.

—, G. Vandermeersche und P. Castiaux: Ultrastructure of the Coxal glands of the Scorpion. Nature **182** (1958) 328—329.

Rein, H., und M. Schneider: Einführung in die Physiologie des Menschen. Springer-Verlag 1964.

Rhodin, J. A. G.: The Diaphragm of Capillary Endothelial Fenestrations. J. Ultrastruct. Res. **6** (1962) 171—185.

— Anatomy of Kidney Tubules. Int. Rev. Cytol. **7** (1958) 485—534.

Roberts, J. S., und B. Schmidt-Nielsen: Renal ultrastructure and excretion of salt and water by three terrestrial lizards. Am. J. Physiol. **211** (1966) 476—486.

Romeis, B.: Mikroskopische Technik. München 1948.

Ruska, C.: Die Zellstrukturen des Dünndarmepithels in ihrer Abhängigkeit von der physikalisch-chemischen Beschaffenheit des Darminhaltes. Z. Zellforsch. **52** (1960) 748—777.

Ruska, H., D. H. Moore und J. Weinstock: The Base of the Proximal Convoluted Tubule Cells of Rat Kidney. J. Biophys. Biochem. Cytol. **3** (1957) 249—254.

Sabatini, D. D., K. Bensch und R. J. Barrnett: The Preservation of Cellular Ultrastructure and Enzymatic Activity by Aldehyde Fixation. J. Cell. Biol. **17** (1963) 19—58.

Sitte, H.: Beziehungen zwischen Zellstruktur und Stofftransport in der Niere. Sekretion und Exkretion. Springer-Verlag (1965) 343—377.

Smith, H. W.: The Kidney. New York 1951.

— Principles of renal physiology. New York 1956.

Sotelo, J. R., und K. R. Porter: An Electron Microscope Study of the Rat Ovum. J. Biophys. Biochem. Cytol. **5** (1959) 327—342.

Theones, W.: Transportwege in den Harnkanälchen der Säugerniere. Sekretion und Exkretion. Springer-Verlag (1965) 315—342.

Torney, J.: Fine Structure of the Ciliary Epithelium of the Rabbit, with Particular Reference to "Infolded Membrans", "Vesicles", and the Effects of Diamox. J. Cell. Biol. **17** (1963) 641—659.

Uhlig, G., H. Komnick und K.-E. Wohlfarth-Bottermann: Intrazelluläre Zellzotten in Nahrungsvakuolen von Ciliaten. Helgol. Wiss. Meeresunters. **12** (1965) 61—77.

Ullrich, K. J.: Permeabilität der kortikalen Nephronabschnitte in Beziehung zu Transportvorgängen und Struktur. Sekretion und Exkretion. Springer-Verlag (1965) 392—403.

Vorwohl, G.: Zur Funktion der Exkretionsorgane von Helix pomatia L. und Archachatina ventricosa Gould. Z. vergl. Physiol. **45** (1961) 12—49.

Walker, A. M.: Comparisons of total molecular concentration of glomerular urine and blood plasma form the frog and from Necturus. J. Biol. Chem. **87** (1930) 499.

—, C. L. Hudson, C. Findley and A. N. Richards: The total molecular concentration and the chloride concentration of fluid from different segments of the renal tubule of Amphibia: the site of chloride reabsorption. Am. J. Physiol. **118** (1937) 121.

—, P. A. Bott, J. Oliver und M. C. McDowell: The collection and analysis of fluid from single nephrons of the mammalian kidney. Am. J. Physiol. **134** (1941) 580.

Wearn, J. T., und A. N. Richards: Observations on the composition of glomerular urine, with particular reference to the problem of reabsorption in the renal tubules. Am. J. Physiol. **71** (1924) 209.

Wessing, A.: Elektronenmikroskopische Studien zur Funktion der Malpighischen Gefäße von Drosophila melanogaster. Protoplasma **55** (1962) 264—293.

— Elektronenmikroskopische Studien zur Funktion der Malpighischen Gefäße bei Drosophila melanogaster. II. Die Gefäße der Puppe. Protoplasma **56** (1963) 433—465.

— Die Funktion der Malpighischen Gefäße. Sekretion und Exkretion. Springer-Verlag (1965) 228—268.

Wohlfarth-Bottermann, K. E.: Die Kontrastierung tierischer Zellen und Gewebe im Rahmen ihrer elektronenmikroskopischen Untersuchung an ultradünnen Schnitten. Naturwiss. **44** (1957) 287—288.

Wolff, J., und H.-J. Merker: Ultrastruktur und Bildung von Poren im Endothel von porösen und geschlossenen Kapillaren. Z. Zellforsch. **73** (1966) 174—191.

Yamada, E.: The Fine Structure of the Renal Glomerulus of the Mouse. J. Biophys. Biochem. Cytol. **4** (1955) 551—566.

Satz und Druck: (IV/5/1) Buchdruckerei Paul Dünnhaupt KG, 437 Köthen

Lebenslauf

Am 5. 7. 1937 wurde ich als Sohn des späteren Senatspräsidenten am Kammergericht Dr. Rudolf Groepler und seiner Ehefrau Anna, geb. Weisbrodt, in Berlin geboren. In Finkenkrug bei Berlin besuchte ich die Grundschule. 1951 kam ich, nachdem meine Eltern nach Berlin umgezogen waren, an die Georg-Herwegh Schule (Oberschule) in Berlin-Hermsdorf. 1956 legte ich das Abitur ab und begann im Sommersemester das Studium an der Freien Universität Berlin in den Fächern Biologie, Chemie, Geographie, Philosophie und Pädagogik. Am 18. 12. 1962 bestand ich in Berlin das Erste (Wissenschaftliche) Staatsexamen. Anschließend habe ich an der Referendarausbildung teilgenommen und am 30. 11. 1964 das Zweite (Pädagogische) Staatsexamen abgelegt. Im Januar 1965 begann ich meine Dissertation bei meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. G. Kümmel.

Meine Lehrer an der Freien Universität Berlin waren in Biologie: Prof. Dr. H. Drawert, Prof. Dr. Th. Eckardt, Prof. Dr. K. Günther, Prof. Dr. K. Herter, Prof. Dr. H. Luers, Prof. Dr. F. Mattick, Prof. Dr. W. Ulrich, Prof. Dr. K. Urich, Dr. G. Schulze und Prof. Dr. E. Werdermann; in Chemie: Prof. Dr. K. F. Jahr, Prof. Dr. W. Lautsch, Prof. Dr. R. Riemschneider, Prof. Dr. K. Vetter; in Geographie: Prof. Dr. G. Jensch, Prof. Dr. J. Hövermann, Prof. Dr. Meckelein, Prof. Dr. H. Schultze und Prof. Dr. H. Valentin; in Philosophie: Prof. Dr. M. Landmann, Prof. Dr. H. J. Lieber und Prof. Dr. K. Kanthack; in Pädagogik: Prof. Dr. F. Borinski und Prof. Dr. G. Müller.